Über die biologische Bedeutung der Duftdrüsen bei den Landwanzen *(Geocorisae)*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Heinz Remold

aus München

1962

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

1. Referent: Prof. Dr. M. Lindauer

2. Referent: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Juli 1962

Sonderdruck aus
Z. f. vergleichende Physiologie, Bd. 45, Heft 6, S. 636—694 (1962)
Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 636—694 (1962)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER DIE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DER DUFTDRÜSEN BEI DEN LANDWANZEN *(GEOCORISAE)* ***

Von

HEINZ REMOLD

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. Mai 1962)

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

* Diese Arbeit wurde unterstützt von der Deutschen Forschungsgemeinschaft und mit Mitteln der Rockefeller Foundation, die Prof. v. FRISCH in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung und Problemstellung 637
B. Material und Arbeitsplan 638
C. Vergleichende und funktionelle Anatomie des Duftdrüsenkomplexes . . 638
I. Imagines 638
1. Die Ausmündung des Systems 639
2. Der chitinöse Ausführkanal 639
3. Das Reservoir 640
4. Die Verschlußvorrichtung zwischen Reservoir und Ausführkanal 642
5. Die Drüsen 645
6. Die Verschlußvorrichtung zwischen Drüse und Reservoir 646
II. Die Larven 647
D. Die Physiologie des Duftdrüsenkomplexes 648
I. Das Abwehrverhalten der untersuchten Arten 648
1. Bespritzen des Angreifers oder des eigenen Tergum mit Sekret . 649
2. Übertragen des Sekretes mit den Beinen 652
3. Austretenlassen von Sekret als einzige Abwehrmaßnahme . . . 652
II. Zur Physiologie des Spritzens 654
III. Die physiologische Wirkung des Wanzensekretes auf Insekten . . 656
1. Die pharmakologische Wirkung des Wanzensekretes 656
2. Über die chemische Zusammensetzung des Wanzensekretes . . . 657
3. Auf welchem Wege dringt das Wanzensekret in den Insektenkörper ein? 659
a) Der Weg des Wanzensekretes durch das Integument der Körperoberfläche S. 659. — α) Beweis der Durchlässigkeit des Integumentes gegenüber Wanzensekret S. 659. — β) Der Bau der Insektencuticula und seine Beziehung zur Giftwirkung S. 660. — γ) Die Benetzbarkeit der Cuticula-Oberfläche S. 661. — δ) Die Wechselwirkung zwischen Sekret und Cuticula S. 662. — b) Die Theorie der Lipoiddurchlässigkeit der Insektencuticula S. 666. — c) Der Weg des Wanzensekretes durch die Tracheen S. 667.
IV. Der Selbstschutz der Wanzen 668
1. Die Undurchlässigkeit der Wanzencuticula gegenüber Wanzensekret 669

Seite
2. Die Oberflächenstrukturen der Cuticula als Sonderschutz für die Tracheen 672
a) Die Cuticulastruktur der imaginalen Landwanzen 672
b) Die Cuticulastruktur der Larven 675
c) Die Physiologie der Cuticulastruktur 676
V. Die Bedeutung des Stinkdrüsensekretes als Schreckstoff 680
E. Anhang: Berechnung des dem Spritzakt zugrunde liegenden Druckes . 685
F. Diskussion 689
Zusammenfassung 690
Literatur 691

A. Einleitung und Problemstellung

Es ist bekannt, daß Landwanzen bei Berührung oder anderen Störungen einen auffallenden Duft von sich geben (De Geer 1773, Reuter 1875); das hat Anlaß zu Namen wie „Stinkwanze, stinkbug" usw. gegeben. Der Drüsenkomplex, der dieses stark duftende Sekret produziert und speichert, wurde erstmalig von Dufour (1833) und Landois (1868) morphologisch bearbeitet. Ihnen folgten Untersuchungen von Kunckel (1866), Mayer (1874), Gulde (1902) und Bordas (1905). Neuere Veröffentlichungen über die Stinkdrüsen stammen von Murray (1914), Puri (1924), Kemper (1929), Brindley (1930), Moody (1930), Malouf (1933), Henrici (1938, 1940), Carayon (1948, 1950, 1955), Bonnemaison (1952) und Johansson (1957).

Die Mehrzahl der Autoren bezeichnen die Stinkdrüsen der Imagines und Larven als Wehr- oder Verteidigungsdrüsen, ohne dafür aber stichhaltige Beweise anzuführen. Kemper (1929) steht dieser Auffassung sehr skeptisch gegenüber und hält die Drüsen vom *Cimex lectularius* L. für überflüssige Einrichtungen, die von Vorfahren übernommen wurden. In diesem Punkt wird ihm von Henrici (1938) widersprochen, der glaubt, durch die Existenz eines Verschlußapparates bei den Larven eine Wehrfunktion bewiesen zu haben. Auch Heikertinger (1922) ist der Meinung, daß die Stinkdrüsen der Wanzen keine Schutzfunktion besitzen. Weber (1930) übernimmt ohne Stellungnahme die Ansichten älterer Forscher und Imms (1957) bezeichnet die Drüsen ohne nähere Begründung als Wehrdrüsen. Ebenso reiht Dethier (1947) das Wanzensekret unter die Abwehrstoffe ein. Andere Autoren, wie Carayon (1948), Johansson (1957) und Murray (1914) weisen darauf hin, daß die Stinkdrüsen vielleicht eine Rolle im Sexualleben der Tiere spielen könnten.

Da bisher in keinem Fall ein experimenteller Beleg für die vermutete biologische Bedeutung des Wanzensekretes vorliegt, stellt sich diese Arbeit die Aufgabe, die bestehenden Widersprüche zu klären und konkretes Beweismaterial für die gefundene Funktion zu erbringen.

Die Anregung zu dieser Arbeit gab Herr Prof. Dr. M. LINDAUER, dem ich ferner viele Hinweise und Unterstützung verdanke. Außerdem sei Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Möglichkeit, in seinem Institut arbeiten zu können, herzlich gedankt.

B. Material und Arbeitsplan

Die für die Untersuchungen benötigten Wanzenarten wurden im Freien gefangen. Sie stammen aus der näheren Umgebung Münchens, aus der Umgebung von Abensberg und aus dem Gebiet des Neusiedler Sees. Es galt zunächst eine eventuelle Abwehrfunktion der Duftdrüsen nachzuweisen. Dies gelang im biologischen Experiment, bei dem Wanzen mit ihren Feinden zusammengebracht wurden. Es zeigte sich, daß das Wanzensekret ein äußerst wirksames Kontaktgift darstellt, und so konzentrierte sich unsere weitere Arbeit vor allem auf die Frage, wie dieses Sekret die Cuticulaschranke des Angreifers zu durchdringen vermag und wie sich die Wanzen vor ihrem eigenen Gift schützen. Als Grundlage für die experimentelle Arbeit schien eine eingehende morphologische Untersuchung des Duftdrüsenkomplexes unentbehrlich. Sie soll hier an erster Stelle folgen.

C. Vergleichende und funktionelle Anatomie des Duftdrüsenkomplexes

Methoden. Zur Färbung anatomischer Präparate hat sich Hämatoxylin sehr gut bewährt, da es nur die gerade frei präparierte Schicht im Objekt anfärbt und deshalb eine ausgezeichnete Kontrastwirkung gibt. Andere Anfärbungen, wie die mit Pikroindigokarmin 6003 oder Boraxkarmin ergaben keine befriedigenden Resultate.

Zur Gewinnung von Serienschnitten wurden entweder frisch geschlüpfte Tiere in Paraffin eingebettet oder alte Tiere nach der Methylmetacrylatmethode von HIRSCH und BOELLAARD (1958) und RATHMAYER (1962) behandelt. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eosin.

I. Imagines

Topographie des Duftdrüsensystems. Der gesamte Drüsenkomplex der Imagines befindet sich im ventralen Bereich des Meso- und Metathorakalsegmentes. Seine anatomische Begrenzung, die lateral, cephalad und ventral durch Endosternitstrukturen und Muskeln gebildet wird, zeigen Abb. 1 und 2; dorsal ist sie durch den Verdauungskanal und einen Nervenstrang gegeben. Im caudalen Bereich fehlt eine anatomische Begrenzung.

Die einzelnen Teile des Drüsenkomplexes. Die Thorakaldrüsen der imaginalen Landwanzen lassen sich nach ihrem Bau in ein einheitliches Schema einordnen. Der gesamte Komplex besteht aus:

1. der Ausmündung (Orificium externum) des Systems,
2. dem chitinösen Ausführkanal,
3. dem Reservoir,
4. der Verschlußvorrichtung zwischen Reservoir und Ausführkanal,
5. den Drüsen,

6. der Verschlußvorrichtung zwischen Drüse und Reservoir; letztere ist nicht bei allen Arten vorhanden.

1. Die Ausmündung des Systems (Abb. 1 und 2)

Die Ausführkanäle des Reservoirs münden im Gebiet des cephaladen Metapleuralrandes im *Orificium externum* an der Körperoberfläche. Bei den Blattwanzen (Pentatomiden) zieht vom O. e. eine längliche Vertiefung, die STICHEL (1962) als Abflußrinne bezeichnet, nach dorsal. Der Ausführkanal steht durch einen feinen Spalt mit der Hüftgrube in Verbindung. Bei allen Gruppen ist die ventrale Kanalwand kürzer als die dorsale, da das O. e. nicht im rechten Winkel zur Kanallängsachse liegt, sondern schräg von dorsal außen nach ventral innen wie die Pleura-Oberfläche verläuft. Daraus resultiert eine länglich-schlitzförmige bis tropfenförmige Gestalt des Orificium. Äußerlich nicht sichtbar ist das O. e. der Rindenwanzen (Aradiden), da es verborgen in der Hüftgrube des dritten Beinpaares mündet (CARAYON 1955). Das O. e. kann außen von einem breiten Wulst umgeben sein, der bei den einzelnen Arten verschiedene Formen annimmt.

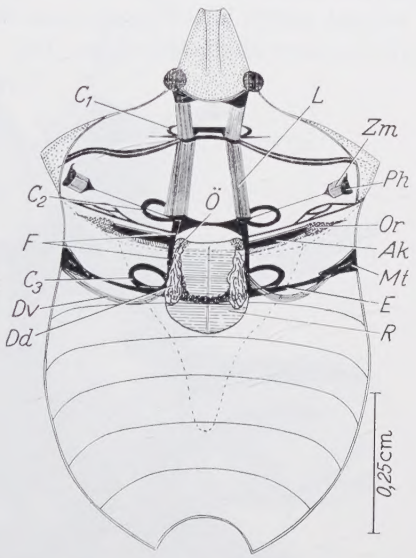

Abb. 1. Die Lage des Duftdrüsenapparates bei *Carpocoris purpurreipennis* (DE G.) von dorsal betrachtet: C_1, C_2, C_3 Coxen des ersten, zweiten und dritten Beinpaares; *Dd* Duftdrüse; *Dv* dorsoventraler Öffnungsmuskel des Reservoirs (Öffner); *Ak* chitinöser Ausführkanal; *E* Endosternitstrukturen; *F* Furca; *L* Longitudinalmuskel; *Ö* Lage der Verschlußvorrichtung; *Mt* Teil des Metatergites, an dem sich das Apodem für *Dv* befindet; *Or* Orificium des Ausführkanals an der Außenseite der Pleuren; *Ph* Pleuralhaken; *R* Reservoir; *Zm* Zwischenmuskel

2. Der chitinöse Ausführkanal

zieht vom *Orificium internum* — das ist die Mündungsstelle des Reservoirs

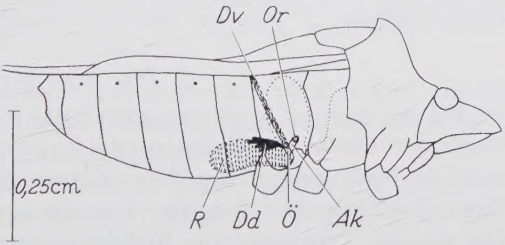

Abb. 2. Lage des Duftdrüsenkomplexes bei *Carpocoris purpureipennis* (DE G.) in Seitenansicht. *Ak* chitinöser Ausführkanal; *Dd* Duftdrüse; *Dv* dorsoventraler Öffner; Lage des *Ö* Öffnungsmechanismus; *Or* Orificium externum; *R* Reservoir

in den Kanal — in der Körperwand zum cephaladen Rand der Metapleuren (Abb. 1, *Ak*).

Bei den Miriden (Weichwanzen) und Nabiden sind die ventralen Ränder nicht miteinander verwachsen, sie besitzen daher noch keinen geschlosseen Kanal, sondern lediglich eine „Ausführrinne". Coreiden, Lygaeiden und Pentatomiden weisen bereits einen langen Kanal auf, der ventral meist die Verwachsungslinie der beiden Ränder zeigt; er mündet in einem kommaförmigen O. e.

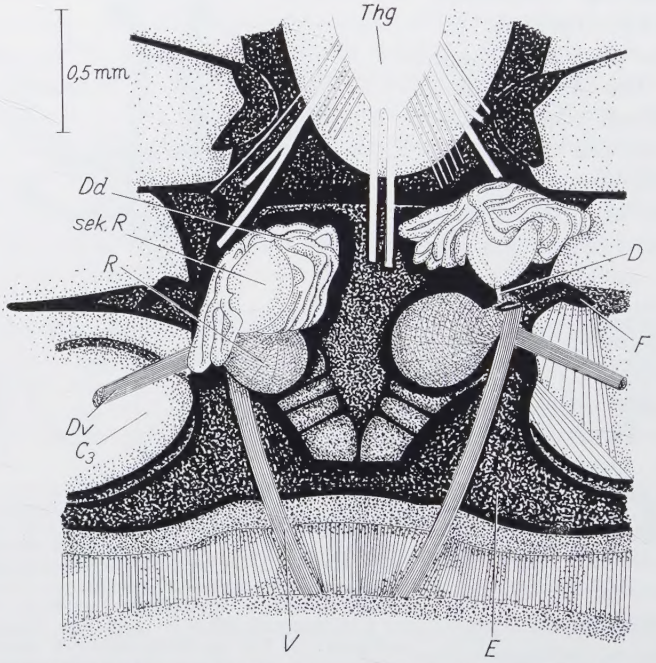

Abb. 3. Ein Beispiel für paarige Reservoire mit komplizierter Verschlußvorrichtung: Das Duftdrüsensystem von *Lygaeus saxatilis* (SCOP.) von dorsal. C_3 Coxa des dritten Beinpaares; *D* Ausführgang des sekundären Reservoirs; *Dv* dorsoventraler Öffner; *Dd* Duftdrüse; *E* Endosternitstruktur; *F* Furca; *sek. R* sekundäres Reservoir, erweiterter Drüsenausführgang; *R* Reservoir; *Thg* Thorakalganglion; *V* Ventraler Öffnungsmuskel

3. Das Reservoir

Bei den meisten Arten imponieren das Reservoir oder die Reservoire durch ihre Größe. Es kommen zwei Typen vor: a) Die *paarigen Reservoire*, die beiderseitig in der Mitte des bezeichneten Feldes liegen und mit ihren *Ausführbuchten* (paarige Aussackungen) in den Kanal münden. Der paarige Typ stellt eine Reduktionsform dar (CARAYON 1955) und wurde nur bei einer geringen Artenzahl gefunden (vgl. Abb. 3). Das Kennzeichen der Paarigkeit oder Unpaarigkeit des Reservoirs ist kein systematisches Kriterium, sondern rein funktionell bedingt. Innerhalb

einer Familie (z. B. *Rhopalidae*) sind Arten mit beiderlei Typen vertreten. b) Weiter verbreitet ist das unpaare Reservoir (vgl. Abb. 1, 2, 4 und 5). Es füllt meist die Breite des ganzen Metathorax aus und kann sich je nach Füllungsgrad mehr oder weniger weit in das Abdomen

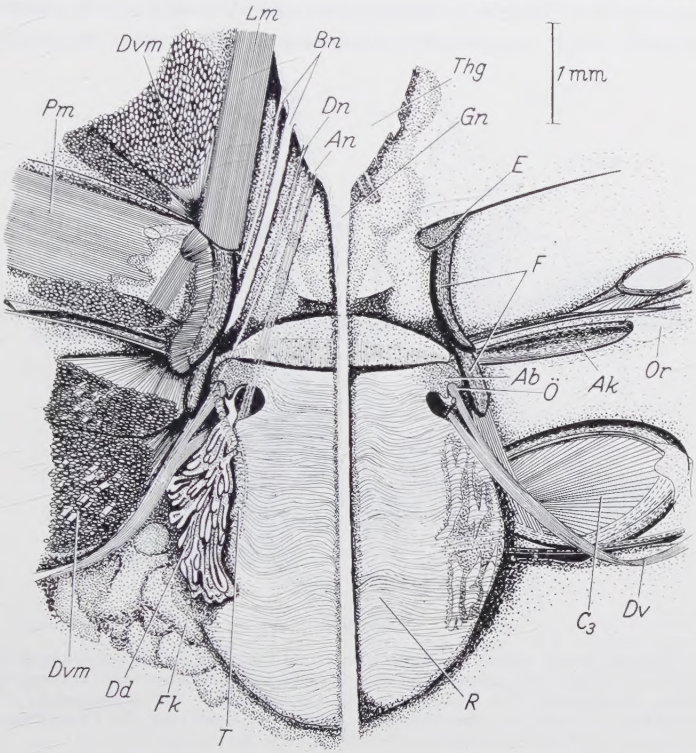

Abb. 4. Ein Beispiel für unpaares Reservoir mit einfacher Verschlußvorrichtung; Duftdrüsensystem von *Carpocoris purpureipennis* (De G.) von dorsal; rechts ist die Drüse amputiert. *Ab* Ausführbucht; *Ak* chitinöser Ausführkanal in den Pleuren; *An* Abdominalnerven; *Bn* Beinnerven; C_3 Coxa des dritten Beinpaares; *Dd* Duftdrüse; *Dn* Nerv, der den Öffner versorgt; *Dv* Öffner; *Dvm* Beinmuskulatur; *F* Furca; *E* Endosternitstruktur; *Gn* Genitalnerv; *Fk* Fettkörper; *Lm* Longitudinalmuskel; *Or* Orificium des Ausführkanals; *Ö* Verschlußvorrichtung; *Pm* Pleuralmuskel; *R* unpaares Reservoir; *Thg* Thorakalganglion; *T* Trachee

ausdehnen. Ein solches Reservoir faßt wesentlich mehr Sekret und ist bei den Arten ausgebildet, deren Drüsenkomplex ein besonders ausgeprägtes und wirksames Verteidigungsorgan ist.

Die Wand des Reservoirs besteht in beiden Fällen aus einem rot pigmentierten Epithel und der dünnen Intima, die der Epicuticula entspricht; sie ist in dichte Falten gelegt und ermöglicht dadurch bei der Füllung eine erhebliche Ausdehnung. Muskeln fehlen in der Wand des Reservoirs. An seiner Unter- oder Oberseite befindet sich bei den meisten Arten in der Wand ein paarig angelegtes Drüsenzellenfeld, das

erhaben und nicht gefältelt ist (BRINDLEY 1930) (Abb. 6, *N*). Es wurde von PURI (1924) nach seiner Form bei *Cimex lectularius* L. „Kidney-shaped Organ" (Nierenförmiges Organ) genannt und stellt nach KEMPER (1929) eine akzessorische Drüse dar. Ihre Funktion ist unbekannt.

Das unpaare Reservoir weitaus der meisten Arten mit Ausnahme der Miriden zeigt einheitlichen Charakter. Bei diesen ist es ventral

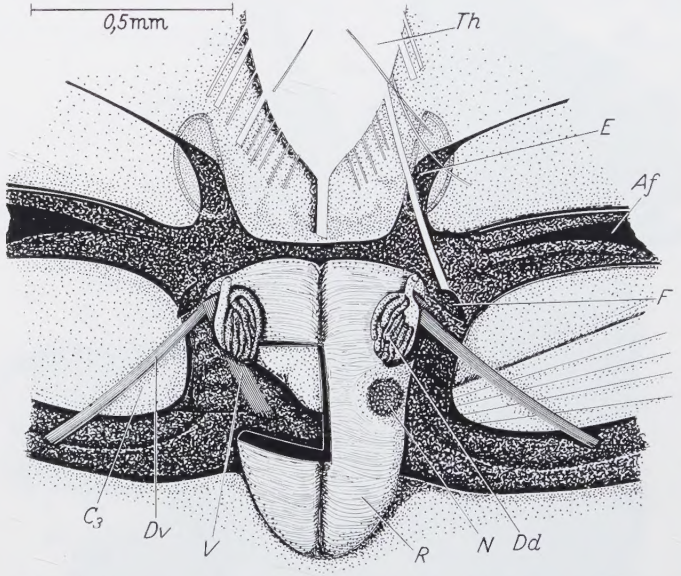

Abb. 5. Beispiel eines unpaaren Reservoirs mit komplizierter Verschlußvorrichtung: Das Duftdrüsensystem von *Gastrodes grossipes* DE G. *Af* chitinöser Ausführkanal; C_3 Coxa des dritten Beinpaares; *Dd* Duftdrüse; *Dv* dorsoventraler Öffnungsmuskel; *E* Endosternitstruktur; *F* Furca; *N* „nierenförmiges Organ"; *R* Reservoir; *Th* Thorakalganglion; *V* ventraler Öffnungsmuskel (Reservoir linksseitig reseziert)

in seiner ganzen Breite mit der Körperwand verwachsen (HENRICI 1940). Es verrät dadurch seine Entstehung aus einer Einstülpung der ventralen Körperwand.

4. Die Verschlußvorrichtung zwischen Reservoir und Ausführkanal

Bei allen untersuchten Arten ist im Bereich des *Orificium internum* eine Verschlußvorrichtung vorhanden (HENRICI 1938), deren Funktionsmorphologie eingehender Untersuchung bedurfte. Sie ist am ausgeprägtesten bei den Pentatomiden und Coreiden zu finden (Abb. 7 und 8). Die Ausführbucht des Reservoirs ist dort durch ein sklerotisiertes Plättchen vom chitinösen Ausführkanal getrennt. Dieses Plättchen ist mit dem caudalen Rand des Orificium fest verwachsen, im cephaladen Bereich fehlt die Verwachsung, so daß ein halbmondförmiger Schlitz gebildet wird, der sich von dorsal nach ventral hinzieht.

An seinem Rand setzt die Wand der Ausführbucht an, wodurch in der caudalen Wand der Ausführbucht eine *Eindellung* entsteht. In den durch diese Eindellung geschaffenen Raum springt ein sklerotisiertes Apodem vor, das am caudalen Teil des Plättchens befestigt ist. Am distalen Ende des Apodems setzt eine Muskelportion des dorsoventralen Öffnungsmuskels an. Wir wollen diesen Muskel der Einfachheit halber

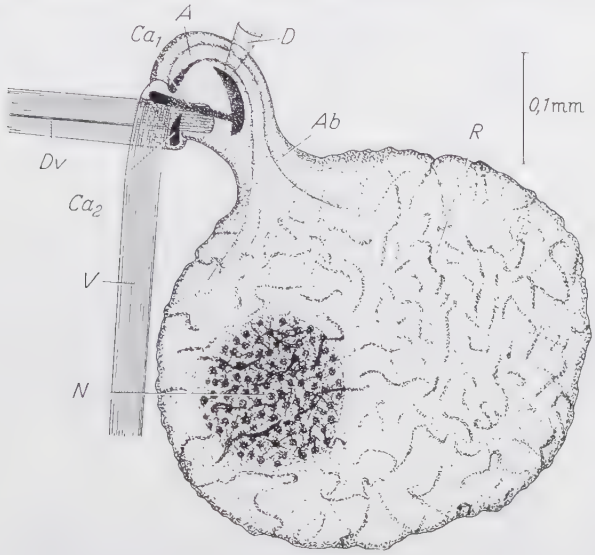

Abb. 6. Verschlußmechanismus am paarigen Reservoir von *Lygaeus saxatilis* (Scop.). Blick von oben: Der Dorsoventralmuskel (*Dv*) = Öffner liegt hinter dem Ventralmuskel (*V*); letzterer setzt an einem Chitinhebel an, der im rechten Winkel an einem Chitinbalken befestigt ist. Er gibt bei der Kontraktion die Sekretrohrmündung der tubulösen Drüse frei. *A* Austrittsschlitz; *Ab* Austrittsbucht des Reservoirs; Ca_1 Chitinhebel, an dem der Ventralmuskel (*V*) ansetzt; Ca_2 Chitinarm, der den Austrittschlitz des Reservoirs öffnet; er wird vom dorsoventralen Öffnungsmuskel (*Dv*) betätigt; *D* Drüsenausführgang; *N* „nierenförmiges Organ"; *R* paariges Reservoir

Öffner nennen. Diese Muskelportion kann den cephaladen Teil des Plättchens aus seiner versperrenden Lage nach caudal durch Zug am Apodem in dorsocaudaler Richtung heraushebeln. Dadurch wird das System nach außen geöffnet.

Das Plättchen schnellt bei Nachlassen der Muskelaktivität wieder in seine Ruhelage zurück. Dieser Vorgang ist aus Abb. 7 und 8 ersichtlich.

Der andere Teil des Öffners setzt an der caudalen eingedellten Wand der Ausführbucht an, zieht sie von der cephaladen Wand der Reservoirbucht ab und vergrößert dadurch das Lumen der Ausführbucht. Dieser Vorgang kann nur dadurch ablaufen, daß die vordere Wand der Ausführbucht sklerotisiert und dadurch in sich formstabil ist. Ein Mitwandern der vorderen Wand wird deshalb beim Abheben der hinteren

Wand verhindert. Nach einseitiger Durchtrennung des Dorsoventralmuskels tritt kein Sekret auf der betroffenen Seite aus, wie JOHANSSON (1957) im Operationsversuch an *Oncopeltus fasciatus* DALL. nachweisen

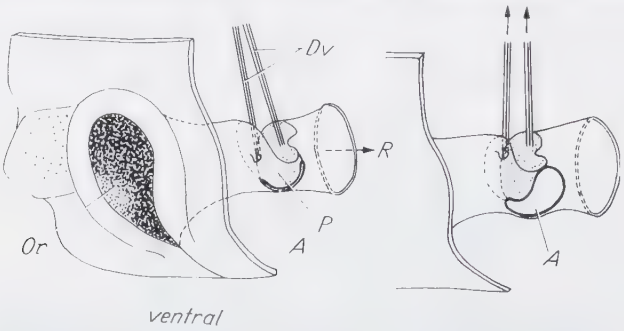

Abb. 7. Schema zur Funktion der Verschlußvorrichtung einer Coreide; Blick von lateral nach median: Der Austrittschlitz (*A*) wird durch eine Einbuchtung des Kanals gebildet. An der lateralen Wand der Einbuchtung (homolog den Chitinplättchen der Pentatomiden = *P*) setzt an einem rudimentären Chitinapodem ein Teil des Öffnungsmuskels an (*Dv*); an der medialen, ebenfalls sklerotisierten Wand, die der caudalen Wand der Ausführbucht der Pentatomiden entspricht, ein zweiter Teil des Öffnungsmuskels (*Dv*). Bei der Kontraktion der Muskeln vergrößert sich das Lumen des Ausführkanales. Links Verschlußvorrichtung verschlossen, rechts Verschlußvorrichtung geöffnet. *Or* Orificium externum, *R* Reservoir

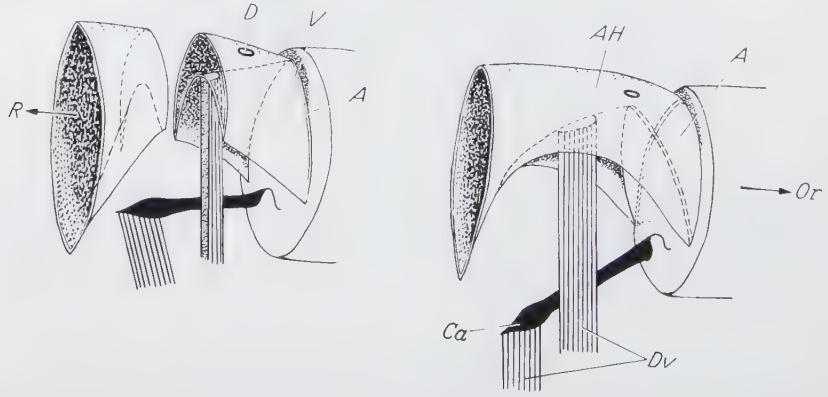

Abb. 8. Schema zur Funktion der Verschlußvorrichtung einer Pentatomide. Rechtsseitig Blick von dorsal nach ventral. Links: Verschlußvorrichtung geschlossen, ein Teil der Ausführbucht (*AH*) ist mit der Hälfte des medialen Dorsoventralmuskelteiles herausgeschnitten gedacht. Der Austrittschlitz (*A*) wird in Ruhe durch die Eigenelastizität der Verschlußplatte (*V*) geschlossen. Rechts: Verschlußvorrichtung durch Zug des Dorsoventralmuskels (*Dv*), der teils an der Hinterseite der Ausführbucht (*AH*), teils an einem chitinösen, an der Verschlußplatte befestigtem Hebel (*Ca*) inseriert, geöffnet. Das Lumen der Ausführbucht und der Austrittsschlitz sind erweitert. *D* Mündung der tubulösen Drüse; *Or* Orificium; *R* Reservoir

konnte. Demnach ist dieser Muskel für die Öffnung der Verschlußvorrichtung zuständig. Die beiden Teile des Öffners laufen zusammen und inserieren gemeinsam an der caudalen Ecke des Metatergites.

Die Innervierung des Öffnungsmuskels von *Carpocoris purpureipennis* DE G. erfolgt durch einen Ramus, der direkt aus dem Thorakal-

ganglion kommt und in verschiedener Höhe in den Muskel mündet. Die Verschlußvorrichtungen aller anderen 103 untersuchten Arten gleichen dem von *Carpocoris* in den wesentlichen Eigenschaften. Nabiden

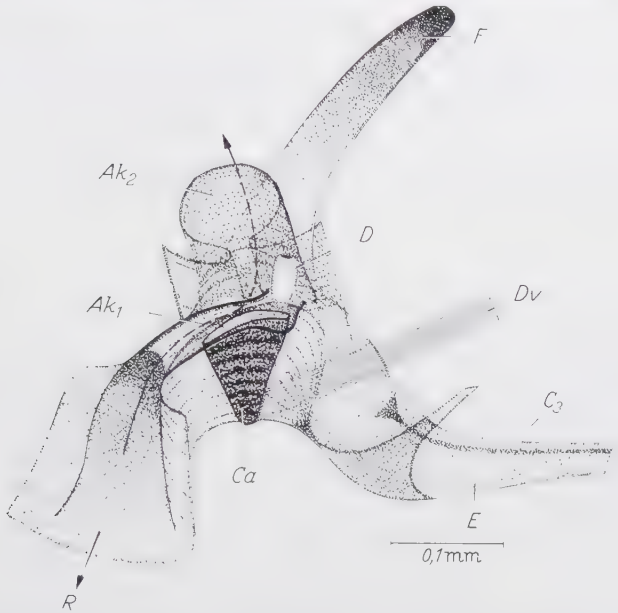

Abb. 9. Verschlußvorrichtung und Ausführgänge des Duftdrüsenapparates bei *Adelphocoris lineolatus* (Gz.). Der Verschlußapparat ist mit den Endosterniten untrennbar verwachsen: Ak_1 häutiger Ausführkanal aus dem Reservoir bis zum Verschlußapparat führend; Ak_2 chitinöser Ausführkanal, im Orificium externum (dort, wo der Pfeil herauskommt) an der Pleuraoberfläche mündend. Das Sekret gelangt über *D* und Ak_1 ins Reservoir. *Ca* Chitinarm; C_3 Lage der Coxen des dritten Beinpaares; *D* Ausführgang der tubulösen Drüse (Sammelrohr); *Dv* dorsoventraler Öffnungsmuskel; *E* Teil des Endosterniten; *F* Furca; *R* Reservoir

und Miriden unterscheiden sich von den anderen Gruppen dadurch, daß der Öffnungsmuskel nicht in zwei Teile gespalten ist, sondern als ein ungeteilter Strang am Chitinapodem ansetzt (vgl. Abb. 9). Das Apodem der Miriden ist kurz und kegelförmig (*Ca* in Abb. 9), ein sklerotisiertes Plättchen läßt sich nicht genau abgrenzen, da es ohne genaue Grenze in die caudale Wand der Reservoirbucht übergeht. Bei den Nabiden besteht Ähnlichkeit mit den Miriden, das Apodem ist jedoch lang und schlank.

5. Die Drüsen

Dorsal in das Reservoir ergießen in der Höhe der Ausführbucht zwei paarige Drüsen ihr Sekret (vgl. Abb. 3, 4 und 5, *Dd*). Drüsenfunktion hat auch das „nierenförmige Organ", das der Reservoirwand als Zellschicht anliegt. Die Drüsen bestehen bei allen Arten aus tubulös verzweigten Kanälen und einem dickeren Sammelrohr (Sekretrohr, Abb. 3,

4 und 5). Bei den Tingiden (Netzwanzen), Aradiden und einigen Miriden sind sie kugelig, bei allen anderen Arten lappig. Eine nervöse Versorgung desReservoirs sowie der Drüsen konnte nicht gefunden werden.

6. Die Verschlußvorrichtung zwischen Drüse und Reservoir

Die Einmündungsstelle der Drüse in das Reservoir kann eine besondere Verschlußvorrichtung (vgl. Abb. 6) aufweisen, die von HENRICI

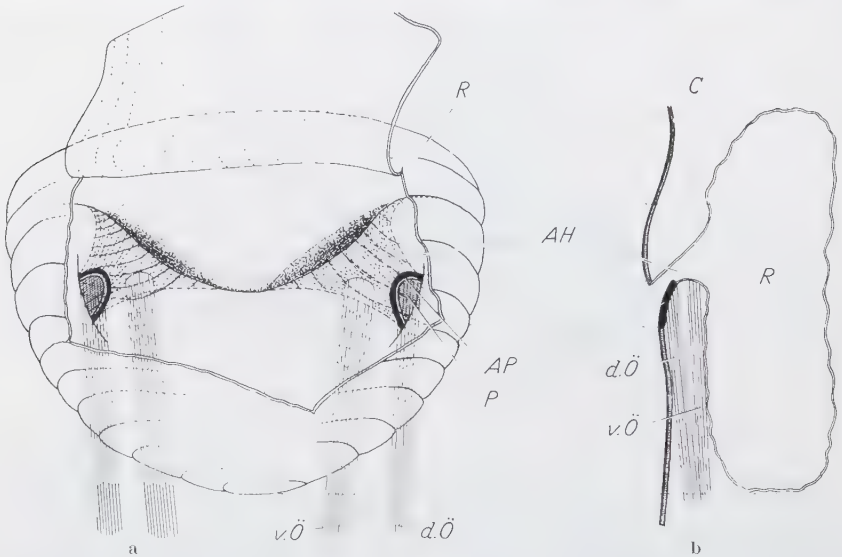

Abb. 10 a u. b. Dorsaler Duftdrüsenkomplex von *Carpocoris purpureipennis* (DE G.), Larve im fünften Stadium. a Drüsenkomplex des fünften Tergites, schematisiert, Reservoir aufgeschnitten, Blick von ventral; b Sagittalschnitt durch den Drüsenkomplex im Gebiet des Austrittsporus; *AH* Ausführhals aus dem Reservoir; *AP* Austrittsporus; *P* Verschlußplättchen; *vÖ* ventraler Öffnungsmuskel zum Hals ziehend; *dÖ* dorsaler Öffnungsmuskel zum Verschlußplättchen ziehend; alle anderen Muskeln sind in der Darstellung weggelassen; *R* Reservoir. Die Drüsenzellen finden sich als einschichtiger Belag in der ventralen, dem Beschauer zugekehrten Wand des Reservoirs

(1940) an *Melanocoryphus albomaculatus* Gz. und von JOHANSSON (1957) an *Oncopeltus fasciatus* DALL. untersucht wurde. Im Bereich der Drüsenmündung ist ein sklerotisierter Balken in die caudale Wand des Reservoirs eingelassen, an dem im rechten Winkel ein Chitinhebel ansetzt (Abb. 6, Ca_1). Dieses Apodem kann durch einen Öffnungsmuskel *(ventraler Öffner)*, der am caudalen Rand des Metasternites entspringt, nach hinten gezogen werden, wobei die Mündung des Sekretrohres geöffnet wird.

Diese Verschlußvorrichtung zwischen Drüse und Reservoir konnte an weiteren Arten aus den Familien der Berythiden und Lygaeiden gefunden werden:

Berythidae/Berythinae: *Neides tipularius* (L.); Lygaeidae/Lygaeinae: *Tropidothorax leucopterus* (Gz.); *Lygaeus saxatilis* (SCOP.); *Nysius thymi* (W.); Lygaeidae/

Geocorinae: *Geocoris ater* (F.); Lygaeidae/Megalonotinae: *Stygnocoris pedestris* (Fn.), *St. fuligineus* (G.), *Drymus sylvaticus* (F.), *D. brunneus* (R. Sb.), *Lamproplax piceus* (F.), *Gastrodes grossipes* (Deg.), *Scolopostethus decoratus* (H.), *S. affinis* (Schl.), *Megalonotus chiragra* (F.), *M. antennatus* (Schl.).

Carayon (1948) fand außerdem sekundäre Reservoire bei *Dimorphopterus spinolae* Sign. und *Ischnodemus* spec., was auch bei diesen Arten das Vorhandensein eines komplizierten Verschlußsystems voraussetzt. Die *sekundären Reservoire* (Carayon 1948 und Johansson 1957, vgl. Abb. 3) entstehen durch eine Stauung des Sekretes hinter der Verschlußvorrichtung.

Rhinocoris iracundus Poda, *Coranus subapterus* (De G.) (Reduviidae) und *Phymata crassipes* (F.) (Phymatidae) besitzen keine Thorakaldrüsen dieser Art, ebensowenig *Piesma capitata* (W.) und *P. salsolae* (Beck.) (Piesmatidae).

II. Die Larven

Der Drüsenkomplex der Larven unterscheidet sich nach seiner Topographie und seiner Anatomie erheblich von dem der Imagines. Er liegt oberflächlich medial unter den Abdominaltergiten im Fettkörper eingebettet und ist einfacher gebaut als die Thorakaldrüsen der Imagines. Außerdem ist er bei den meisten Arten in mehrfacher Ausführung vorhanden.

Eine detaillierte Beschreibung des Drüsenkomplexes der Larven von Pyrrhocoris Fall., *Coreus* F., *Lygaeus* F., *Carpocoris* Klt., *Nabis* Latr. und *Cimex* L. gibt Henrici (1938). Es erübrigt sich deshalb unter Hinweis auf Abb. 10 eine genaue Schilderung. Jedoch muß in Hinblick auf die folgenden Kapitel auf die große Variabilität in der Anlage des Orificium eingegangen werden, da sie für Physiologie und Abwehrverhalten von Bedeutung ist.

Das Orificium ist bei den einzelnen Gruppen in drei Typen ausgebildet (vgl. S. 648f.).

Typ 1: Orificium in Form einer unpaaren quer-ovalen Öffnung; es ist der einfachste Typ (Abb. 11/1). Um das Orificium liegt ein Chitinwulst, der sich nach innen in den weichen Halsteil des Drüsensackes fortsetzt (bei *Stictopleurus* Stal., *Rhopalus* Schill., *Chorosoma* Curt., und *Myrmus* Hhn. der Rhopaliden; *Tropidothorax* Bergr., *Lygaeus* F. der Lygaeiden; *Aradus* F. der Aradiden; *Neides* F. der Berythiden; *Rhinocoris* Hhn. der Reduviiden und *Phymata crassipes* F. der Phymatiden).

Typ 2: Der nächste Schritt zur Weiterentwicklung wird getan, indem eine Vorwölbung der Hinterlippe in eine Rinne der Vorderlippe greift (Abb. 11/2). Dabei bleiben seitlich zwei große quer-ovale Öffnungen frei, die wie bei Typ 1 dadurch verschlossen werden, daß vordere und hintere Halswand sich durch den Körperinnendruck fest aneinanderlegen (bei einigen Miriden und den Pyrrhocoriden).

Typ 3: Die Vorder- und Hinterlippen des Orificium können in ihrem medialen Abschnitt in ganzer Breite verwachsen sein. Das Orificium ist dann meist in der transversalen Ausdehnung breit auseinandergezogen und zeigt nur lateral beidseitig kleine, kaum sichtbare Öffnungen

(Pori, Abb. 11 3). Bei den Nabiden, Anthocoriden, Cimiciden, einigen Lygaeiden (*Rhyparochromus* HHN., *Nysius* DALL., *Henestaris* SPIN., *Drymus* F., *Scolopostethus* F., *Stygnocoris* D. u. S., *Trapezonotus* F., *Sphagisticus* STAL.), den Coreiden, den Alydiden, den Pentatomiden und den Cydniden.

Bei allen drei Typen sind Öffnungsmuskeln (GULDE 1902) ausgebildet. Während bei Typ 1 und 2 ein ventraler und dorsaler Öffnungsmuskel ohne besondere Differenzierungen an der hinteren Halswand ansetzen, die bei Kontraktion die Seitenteile der hinteren Halswände

Abb. 11. Die drei verschiedenen Typen der Larvenorificien; Blick von dorsal auf das Orificium. Oben ist cephalad. 1. Typ 1, *Stictopleurus abutilon* ROSSI: Vorder- und Hinterlippe haben keine Berührung miteinander; 2. Typ 2, *Pyrrhocoris marginatus* KLT.: Vorder- und Hinterlippe sind an einer Stelle (medial) miteinander verzahnt; 3. Typ 3, oben *Palomena prasina* L., unten *Anthocoris nemorum* L.: Vorder- und Hinterlippe sind bis auf zwei laterale Pori miteinander verwachsen

nach hinten ziehen und damit die Mündung öffnen, ist bei Typ 3 eine besondere Verschlußvorrichtung ausgebildet. Der ventrale Öffnungsmuskel setzt auch hier an der häutigen hinteren Halswand an, um sie nach caudal zu ziehen; der dorsale Öffnungsmuskel jedoch inseriert an einem halbmondförmigen, sklerotisierten Verschlußplättchen, das mit der Hinterwand des Drüsenhalses verwachsen ist (vgl. Abb. 10, *P*). Ein gut differenziertes Plättchen konnte nur bei den Lygaeiden (*Rhyparochromus* HHN.), Alydiden (*Alydus calcaratus* L.) und den Pentatomiden gefunden werden, nicht jedoch bei den Nabiden, Anthocoriden, Cimiciden und Coreiden.

D. Die Physiologie des Duftdrüsenkomplexes

I. Das Abwehrverhalten der untersuchten Arten

Die morphologische Untersuchung hat ergeben, daß die Duftdrüsen der Wanzen eine beachtliche Ausbildung und eine erhebliche Differenzierung besitzen. Dies legt eine wichtige Funktion dieses Komplexes nahe. Wanzen, die mit einer Pinzette in die Extremitäten gezwickt oder von Ameisen angegriffen werden, geben Sekret ab. Um es vorweg-

zunehmen: Wanzensekret ist ein Abwehrsekret mit starker Giftwirkung und wird nur auf einen Angriff von außen abgegeben (vgl. Tabelle 3). Die toxische Wirkung wird erst in Verbindung mit hochentwickelten artspezifischen Verhaltensweisen gewährleistet. Diese sollen kurz beschrieben werden.

Man kann diese Verteidigungsmechanismen in drei Gruppen einteilen:

1. Bespritzen des Angreifers oder des eigenen Tergum mit Sekret;
2. Übertragen des Sekretes mit den Beinen;
3. Austretenlassen von Sekret als einzige Abwehrmaßnahme.

Voraussetzung für die im folgenden dargelegten Untersuchungen war, das ausgespritzte Sekret sichtbar zu machen. Vorversuche ergaben, daß das Wanzensekret eine positive Aldehydreaktion gibt. Es genügte also, die Wanzen auf Filtrierpapier zu setzen, das mit Feulgen-Reagens getränkt war. Die abgegebenen Spritzer erschienen dann als blauviolette Fleckenschar, da Aldehyde mit fuchsinschwefliger Säure eine violette Additionsverbindung ergeben (Abb. 12).

1. Bespritzen des Angreifers oder des eigenen Tergum mit Sekret

Versuche mit Ameisen ergaben, daß das Sekret je nach Lokalisation des Reizes uni- oder bilateral ausgespritzt werden kann: Wird *Dolycoris baccarum* (L.) von einer Ameise an einer Seite gebissen, so *spritzt sie nur nach dieser Seite, wird sie jedoch von beiden Seiten angegriffen, so wird Sekret aus beiden Orificien abgegeben.* Denselben Effekt kann man durch Zwicken mit einer Uhrmacherpinzette erzielen (vgl. Abb. 12, 13 und 14).

Außerdem wird das Sekret in der Regel gezielt auf den Angreifer abgegeben. Zwickt man z. B. Larven von *Palomena prasina* (L.) in eine Antenne, *so wird der Sekretstrahl genau in Richtung der gezwickten Körperstelle ausgespritzt.*

Das Zielen der Imagines und Larven geschieht durch schnelles Hochstemmen des Körpers, unterstützt durch ruckartige, pendelnde Bewegungen. Wird eine Larve von *Palomena* an einer cephalad liegenden Extremität angegriffen, so hebt sich der ganze Körper hinten in die Höhe (vgl. Abb. 14 unten) und das Tier ist so in der Lage, auf den Angreifer zu zielen. Wird das Tier in den Tarsus eines Hinterbeines gezwickt, so wird die angegriffene Körperseite so weit gesenkt, bis die Abdominaltergite nicht mehr die Luftlinie zwischen Drüsen-Orificium und der Angriffstelle versperren. Im allgemeinen kann ein Winkel von 180° beiderseits bestrichen werden.

Die Verteidigungsmodi der Wanzenlarven hängen mit der Form und Ausbildung ihrer dorsalen Orificien zusammen. Zu unilateralem gezielten Spritzen von Sekret sind nur jene Larven befähigt, die dem oben (S. 647) beschriebenen Typ 3 angehören.

Einige Male wurde beobachtet, wie Pentatomiden durch *schnelles Drehen des Körpers* um eine im Mittelpunkt des Tieres gelegene Dorsoventralachse *eine sehr viel größere Fläche bestrichen, als beim normalen Spritzen mit ruhiggestelltem Körper.* Ein Beispiel dafür ist *Coptosoma*

Abb. 12. Die Pentatomide *Dolycoris baccarum* L. gibt je nach Reizsetzung (Zwicken mit einer Pinzette) Sekret nur rechts (links), nur links (Mitte) oder nach beiden Seiten (rechts) ab. Die Spritzer wurden mit Hilfe von Filtrierpapier sichtbar gemacht, das mit Feulgen-Reagens getränkt war

Abb. 13. Zwei Wanzenarten, die auf Zwicken mit der Pinzette unilateral Sekret ausspritzen. Oben: Die Imago von *Palomena prasina* (L.) (Pentatomidae) vermag gezielt zu spritzen. Unten: Unilateraler Weitspritzer von *Coptosoma scutellatum* (G.). Links unten ist das Tier und die Pinzette sichtbar, mit der der Reiz gesetzt wurde

scutellatum (G.), die bisweilen gleichzeitig einen gut gezielten „Nahspritzer" auf die gezwickte Stelle der Extremität und einen stark gestreuten „Weitspritzer" abgibt.

Bei gewissen Lygaeidenlarven [*Nysius thymi* (W.), *N. senecionis* (SCHL.) und *Henestaris halophilus* (BM.)] kommt eine Spielart dieser Verteidigungsmethode vor: Werden diese Larven in die Tarsen gezwickt, so bespritzen sie die Dorsalseite des eigenen Kopfes, des Thorax, der Flügeltaschen und des Abdomens. Das hat zur Folge, daß die ganze Oberseite mit einer glänzenden Sekretschicht überzogen ist, die das Tier

vor Angriffen schützt. Über die Wirksamkeit dieses Verhaltens wird in Kapitel V auf S. 680 Näheres berichtet werden.

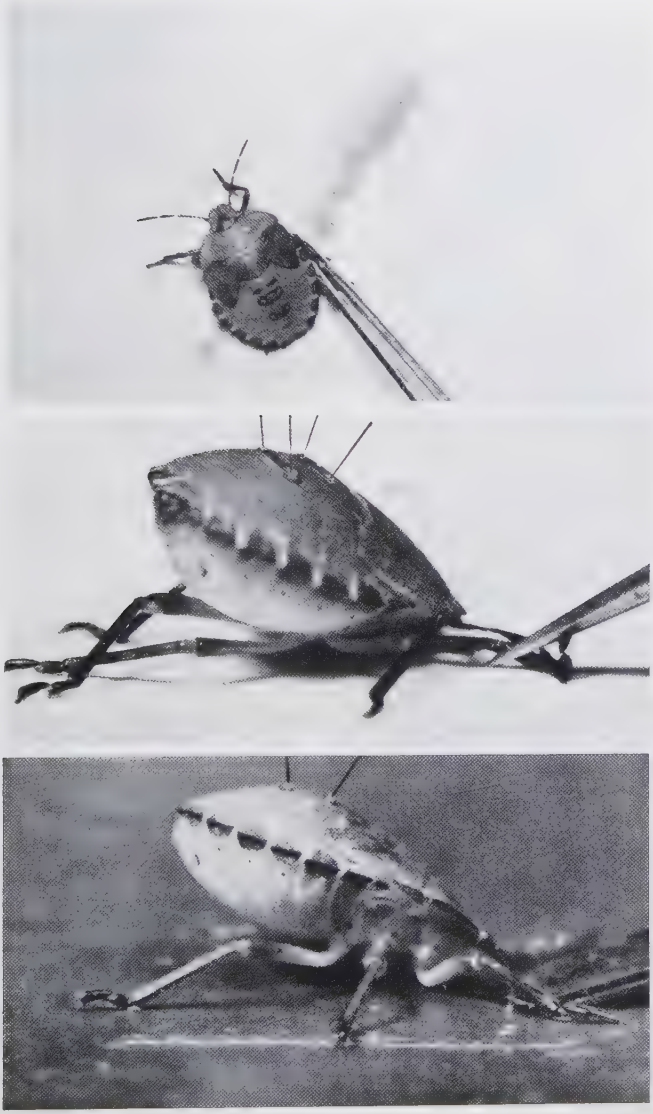

Abb. 14. Oben: Die Larve von *Palomena prasina* (L.) ist in der Lage, gezielt unilateral auf den Angreifer (hier die Pinzette) zu spritzen. Mitte: Wird die Larve in die rechte Vordertibie gezwickt, so dreht sie ihren Körper in einer cephalocaudalen Achse so weit nach rechts, bis mit den Poren der Orificien (mit Hinweis-Pfeil bezeichnet) die verletzte Stelle bespritzt werden kann. Unten: Zwickt man eine Larve in die Fühler, so wird der ganze Körper so lange in die Höhe gehoben, bis die gezwickte Stelle mit dem Strahl erreicht werden kann

2. Übertragen des Sekretes mit den Beinen

Wenn Arten der Gattung *Rhopalus* SCHILL. von Angreifern an den Extremitäten ergriffen werden, so lassen sie Sekret aus dem Orificium austreten. Dieses sammelt sich in einer Einsenkung des besonders stark sklerotisierten Pleuralfeldes an (vgl. (Abb. 25 f). Gleichzeitig wird ein anderes Bein der gleichen Seite an das Pleuralfeld herangeführt, der Tarsus mit Sekret benetzt und *auf dem Angreifer abgewischt*. Durch Wiederholung dieser Handlung kann eine beträchtliche Giftmenge auf den Angreifer übertragen werden.

Abb. 15. Eine Larve von *Lygaeus saxatilis* (SCOP.) verteidigt sich auf Zwicken in den linken Mitteltarsus. Oben: Zwickt man das Tier, so führt es zunächst den linken Hintertarsus an das dorsal liegende Duftdrüsenorificium heran und benetzt sie mit Sekret. Unten: Der benetzte Tarsus wird an der Pinzettenspitze abgestreift. Auf diese Weise wird das Sekret auf den Feind übertragen

Diese Verteidigungsmethode ist bei den Imagines weit verbreitet (vgl. Tabelle 1). Larven, die sich auf diese Weise verteidigen, besitzen Orificien vom Typ 1 und 2. Bei Angriffen wird gewöhnlich das Hinterbein über die Tergite gehoben, mit den Tarsen der ausgetretene Sekrettropfen abgewischt und am Angreifer abgestreift (vgl. Abb. 15).

Eine kleine Gruppe (vgl. Tabelle 1) wendet diese Abwehrmethode kombiniert an: Sie spritzt das Sekret zunächst unilateral in die Richtung des Angreifers. Dann wird das Sekret mit einem verfügbaren Bein verwischt und auf den Angreifer übertragen.

3. Austretenlassen von Sekret als einzige Abwehrmaßnahme

Einige Gruppen lassen auf einen Angriff hin das Sekret tropfenweise aus dem Orificium treten, ohne eine weiteres spezifisches Verhalten zu zeigen. Bezüglich des protektiven Wertes dieser Verteidigungsmethode muß hier auf Kapitel V verwiesen werden.

Eine ganze Reihe von Arten aus den verschiedensten Familien zeigen keine Reaktion auf Angriff. Bei einigen Arten ist es auf Grund der anatomischen Beschaffenheit der Drüsen verständlich, bei anderen wiederum läßt es sich nicht erklären, da sie wohlausgebildete Drüsen besitzen, die sie durchaus instande setzen würden, sich zu verteidigen.

Tabelle 1. *Verteidigungsmethoden bei einigen Wanzenarten*

Es bedeutet:
1 = Bespritzen des Angreifers mit Sekret;
2 = Bespritzen des eigenen Tergum mit Sekret;
3 = Übertragen des Sekretes mit den Beinen;
4 = Übertragen des Sekretes mit den Beinen und Spritzen kombiniert;
5 = Austretenlassen von Sekret als einzige Abwehrmaßnahme;
0 = keine Reaktion;
? = Tiere dieser Art konnten nicht untersucht werden.

Familie/Subfamilie und Art	Verteidigungsmethode	
	Imago	Larve
Plataspidae: *Coptosoma scutellatum* (G.)	1	?
Cydnidae: *Thyreocoris scarabaeoides* (L.),	?	1
Tritomegas bicolor (L.), *T. sexmaculatus* (Rb.)	3	0
Pentatomidae/Asopinae: *Picromerus bidens* (L.),	1	?
Troilus luridus (F.)	4	?
Pentatominae: *Aelia acuminata* (L.), *Pentatoma rufipes* (L.), *Carpocoris purpureipennis* (De G.), *Dolycoris baccarum* (L.), *Palomena prasina* L., *Rubiconia intermedia* (Wlff.)	1	1
Eurydema ornatum (L.), *E. oleraceum* (L.)	0	1
Holcostethus vernalis (Wlff.), *Piezodorus lituratus* (F.), *Neotiglossa pusilla* (L.), *Staria lunata* (H.)	1	?
Scutellerinae: *Eurygaster testudinaria* (G.), *Graphosoma italicum* (Ml.), *Vilpianus gallii* (W.)	1	1
Coreidae: *Coreus marginatus* (L.), *Syromastus rhombeus* (L.), *Dicranocephalus agilis* (Scop.)	1	1
Alydidae: *Alydus calcaratus* (L.)	5	1
Rhopalidae: *Corizus hyoscyami* (L.), *Rhopalus maculatus* (Fb.), *R. rufus* (Schl.), *R. subrufus* (Gm.)	3	5
Stictopleurus punctatonervosus (Gz.)	5	5
Myrmus miriformis Fn., *Chorosoma schillingi* Schml.	0	0
Lygaeidae/Megalonotinae: *Acompus rufipes* (W.), *Ischnocoris hemipterus* (Schl.), *Lamproplax piceus* (Fl.), *Perithrechus lundi* (Gml.), *Stygnocoris fuligineus* (G.), *S. pedestris* (Fn.), *Sphagisticus nebulosus* (Fn.), *Trapezonotus anorus* (Fl.), *T. arenarius* (L.), *T. desertus* (Sd.)	1	?
Drymus silvaticus (F.), *D. brunneus* (R. Sb.), *Pterotmetus staphylinoides* (Schl.), *Rhyparochromus pini* (L.), *R. lynceus* (F.) *R. adspersus* (Ms. u. R.), *Scolopostethus decoratus* (H.)	1	1
Geocorinae: *Geocoris ater* (F.)	3	3
Lygaeinae: *Tropidothorax leucopterus* (Gz.),	1	?
Lygaeus saxatilis (Scop.), *L. equestris* L.,	5	3
Nysius thymi (W.), *Nysius senecionis* (Schl.)	1	2
Henestarinae: *Henestaris halophilus* (Bm.)	1	2
Pyrrhocoridae: *Pyrrhocoris apterus* (L.)	5	3
Piesmatidae: *Piesma salsolae* Beck.	0	0
Berythidae: *Neides tipularius* (L.)	0	0
Aradidae: *Aradus corticalis* (L.), *A. cinnamoneus* Pnz.	5	5
Tingidae: *Tingis reticulata* (H. S.), *Dictyla echii* (Schrk.)	0	?
Phymatidae: *Phymata crassipes* (F.)	0	?

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Familie/Subfamilie und Art	Verteidigungsmethode	
	Imago	Larve
Reduviidae: *Coranus subapterus* (DE G.)	0	?
Nabidae: *Dolichonabis limbatus* DB., *Nabis feroides* RM., *N. rugosus* (L.)	1	1
Himacerus apterus (F.), *H. mirmicoides* (O. C.)	5	1
Cimicidae: *Cimex lectularius* (L.)	1	0
Anthocoridae: *Anthocoris nemorum* L.	1	1
Miridae: *Adelphocoris lineolatus* (GZ.), *A. seticornis* (F.), *Lygus campestris* (L.), *L. lucorum* (M. D.), *Notostira* sp., *Stenotus binotatus* (F.)	1	0
Capsodes cingulatus (F.), *C. gothicus* (L.), *Leptoptera dolabrata* L., *Stenodema holsatum* (F.)	4	0
Orthothylinae: *Blepharidopterus angulatus* (FN.), *Dicyphus globulifer* (FN.), *Orthocephalus mutabilis* (FN.)	1	?
Deraeocorinae: *Deraeocoris ruber* L.	5	?

Die in der Tabelle 1 aufgeführten Imagines von *Phymata crassipes* (F.) und *Coranus subapterus* (DE G.) besitzen keine ventralen Thorakaldrüsen, sondern dorsale Thorakaldrüsen, wie sie BRINDLEY (1930) beschreibt. Ihre Funktion ist bis jetzt noch unbekannt.

Die Verteidigungsmethoden sind nicht nach der systematischen Verwandtschaft der Arten verteilt, denn systematisch nahestehende Arten können ganz verschiedene Verteidigungsmethoden besitzen [z. B. *Picromerus bidens* (L.) und *Troilus luridus* (F.) oder *Drymus silvaticus* (F.) und *Gastrodes grossipes* (DE G.)].

II. Zur Physiologie des Spritzens

Die hier beschriebene Fähigkeit, einen Angreifer gezielt mit Sekret zu bespritzen, erfordert im Zusammenhang mit besonderen morphologischen Einrichtungen besondere *Zielmechanismen*, wie sie in dieser Art bisher nur bei wenigen Arthropoden(Geiselskorpionen, Bombardierkäfer; EISNER 1958a und b, 1959, 1961) beschrieben wurden. Daher soll hier die Physiologie des Spritzens kurz diskutiert werden.

Die Zielvorrichtung mit Hilfe des Plättchens. Auch wenn man Pentatomiden fixiert, indem man sie an eine Nadel klebt, wird sowohl bei Imagines wie Larven immer noch ein Winkel von etwa 95° (Abb. 16) bestrichen. Das bedeutet, daß unabhängig von der Drehung des Körpers ein zweiter Zielmechanismus beteiligt ist. Bei den Larven wird er durch das Plättchen, das die Pori verschließt (vgl. S. 648) betätigt. Erst dadurch wird eine „Feineinstellung" ermöglicht. Dieses Plättchen kann nach innen umgeklappt werden und auf diese Weise den Porus öffnen. Gleichzeitig

nimmt es aber eine bestimmte Stellung zum Sekretstrahl ein, d. h. der Sekretstrom wird durch das Plättchen in bestimmter Weise angeritzt. Es ist bekannt, daß beim Anritzen eines Flüssigkeitsstrahles die Richtung desselben verändert wird, was mit Hilfe eines Fingers am Wasserhahn leicht nachzuprüfen ist.

Anders sind die Verhältnisse bei den Imagines. Da die Verschlußvorrichtung bei den Pentatomiden am inneren Ende eines langen (bis 1,5 mm) Ausführkanales liegt, kann sie keinen Einfluß auf die Richtung des Sekretstrahles nehmen. Es bleibt nur die Möglichkeit, daß das Metathorakalsegment durch Drehung um eine Dorsoventralachse die Richtung des Sekretstrahles verändert. Dies konnte bis jetzt jedoch nicht bewiesen werden.

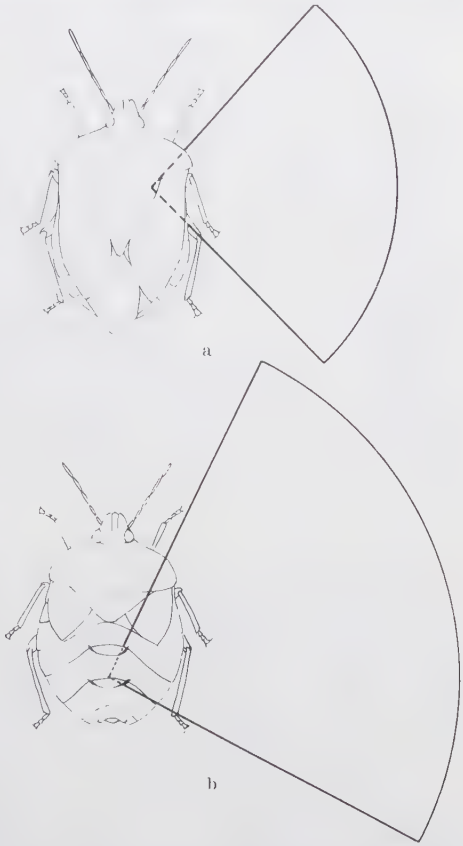

Abb. 16 a u. b. Der Winkel, innerhalb dessen das Sekret gezielt gespritzt werden kann; fixierte Tiere, denen ein Drehen des Körpers zwecks Anpeilung nicht möglich ist: a bei der Imago; b bei der Larve. Beim nicht fixierten Tier beträgt der Winkel über 180°

Die Rolle des Orificium. Die Reichweite des Spritzers beträgt bei den großen Pentatomiden 1—20 cm (Abb. 13); die kleineren Lygaeiden und Miriden erreichen noch Punkte, die 1—2 cm entfernt sind. Für die Reichweite des Spitzers ist die Weite des Orificium maßgebend. Daraus erklärt sich, daß nur Larven, die sehr kleine Orificien vom Typ 3 (vgl. S. 647) haben, in der Lage sind, ihr Sekret auszuspritzen; Tiere, die weite Orificien vom Typ 1 und 2 besitzen, lassen demgegenüber das Sekret langsam austreten. Es ist ja eine größere Strömungsgeschwindigkeit notwendig, um dieselbe Flüssigkeitsmenge aus einer kleineren als aus einer größeren Öffnung in einer bestimmten Zeit auszutreiben.

Der dem Spritzakt zugrundeliegende Druck. Der Maximaldruck, der bei 20 cm weitem Ausspritzen von Sekret auf das Orificium von

Dolycoris wirkt, beträgt im Durchschnitt 25000 dyn·cm^{-2}. Dies ist vergleichsweise der Druck von 25 p/cm^2 und vermittelt eine Vorstellung von der beim Spritzakt aufgewandten Muskelleistung. Die Berechnung des Druckes steht in keinem Zusammenhang mit unserem Problem und wird deshalb im Anhang (s. S. 685) abgeleitet.

Das Auftreten solch hoher Drucke im Inneren dieser Tiere wirft die Frage nach ihrer Herkunft auf. Da am Reservoir der Imagines keine, an den Larvenreservoiren nur rudimentäre Muskeln ansetzen, kann der Druck nicht durch Volumenverminderung des Reservoirs mit Hilfe von Muskeln, die sich in der Reservoirwand befinden oder an ihr ansetzen, erzeugt werden, wie HENRICI (1938) und MOODY (1930) glauben. Folgende Überlegung scheint mir den Sachverhalt zu erklären: Das Reservoir der Wanzen befindet sich in der mit Hämolymphe angefüllten Körperhöhle. Wird nun dieser Hämolymphraum durch die Aktion der Intersegmentalmuskeln komprimiert, so kann dabei der entstehende Druck durch die Stinkdrüsenorificien, d. h. durch Austritt von Sekret, ausgeglichen werden. JOHANSSON (1937) konnte bei *Oncopeltus* feststellen, daß während der Sekretabgabe Hämolymphe an den Gelenkspalten austrat, was auf eine Druckerhöhung im Inneren des Körpers schließen läßt.

III. Die physiologische Wirkung des Wanzensekretes auf Insekten

Bereits eingangs wurde darauf hingewiesen, daß das Sekret der Wanzen stark toxische Wirkung auf Insekten hat. Der Beweis dafür soll in diesem Kapitel erbracht werden.

1. Die pharmakologische Wirkung des Wanzensekretes

Das Sekret ist ein Kontaktgift, d. h. es muß in flüssigem Zustand mit dem Insekt in Berührung kommen, um seine Giftwirkung entfalten zu können. Ameisen oder andere Insekten, die man in ein fest verschlossenes Röhrchen setzt, das Wanzensekret enthält, leben unbegrenzt weiter, sofern ein Doppelgitter den Kontakt mit dem Sekret verhindert.

Um die Wirkung des Sekretes als Kontaktgift zu prüfen, wurde frischtoten Wanzen das Sekret entnommen und auf Testtiere der gleichen oder einer anderen Art übertragen. Jedes Tier wurde gerade mit soviel Sekret versehen, daß seine gesamte Körperoberfläche mit einem dünnen Film bedeckt war. Die behandelten Insekten zeigten folgende charakteristische Reaktionen (nach steigendem Vergiftungsgrad geordnet):

1. starke Abwehrbewegungen;
2. bei der Lokomotion eine Diskoordinierung der Beinbewegungen;
3. Übergang zur Parese einzelner Extremitäten;
4. starke Parese mit Nachschleifen des Abdomens;

5. Aufrechterhalten des Gleichgewichtes unmöglich;

6. nur noch einzelne Gelenke einzelner Gliedmaßen können aktiv bewegt werden;

7. vollständige Paralyse.

Tabelle 2 bringt ergänzend die Paralysierungszeiten[1] einiger Testinsekten.

Tabelle 2. *Paralysierungszeiten einiger Insekten nach Auftragen von Carpocoris-Sekret*

Testinsekt	Zeit	Testinsekt	Zeit
Aphis rumicis	einige sec	*Atous bicolor*	25 min
Formica cinerea	1 min	*Bledius* sp.	0,5 min
Notoxus sp.[2]	0,5 min	*Haltica* sp.	5 min
Blatella germanica	2 sec	*Lasius niger*	0,5—1 min
Aphrophora sp.	0,7 min	*Apion* sp.	0,5 min
Coccinellidenlarven	1 min	*Chrysopa*larve	2 min
Mordellistena sp.	1 min	*Liogryllus campestris*	2 sec
Phyllotreta sp.	1 min	*Gryllus domesticus*	3 sec
Coptocephala sp.	1 min	*Labia minor*	1 min
Bembidion sp.	2 min	*Lepisma saccharina*	1 min
		Krabbenspinne	1 min

So kurze Paralysierungszeiten treten nur bei der Verabreichung von ansehnlichen Giftmengen auf.

Beim Angriff einer Ameise auf eine Wanze trifft meist nicht so viel Sekret auf die Cuticula des Angreifers, daß die gesamte Oberfläche mit einem Film überzogen wird. Die toxische Wirkung ist dann vermindert. Das zeigen Versuche mit Ameisen, die sich zusammen mit Wanzen in einem verschlossenen Glasröhrchen befanden. Ameisen, die nicht zum Angriff geneigt waren, wurden mit einem weichen Pinsel behandelt und in Angriffsstimmung versetzt. Tabelle 3 bringt davon einige Beispiele.

2. Über die chemische Zusammensetzung des Wanzensekretes

Eine toxische Wirkung des Wanzensekretes auf Insekten steht nunmehr fest. Um den Mechanismus der Giftwirkung aufzuklären, wäre es wünschenswert zu wissen, auf welchen chemischen Substanzen diese Eigenschaft beruht.

Erst in den letzten Jahren wurden qualitative chemische Untersuchungen über das Sekret von Pentatomiden und Coreiden angestellt.

1960 berichteten Blum, Traynham, Chidester und Boggus, daß sie Trans-2-Heptenal und n-Tridekan als Hauptkomponenten des Stinkdrüsensekretes von

[1] Unter Paralysierungszeit versteht sich die Zeit, die von der Giftapplikation bis zum Beginn der Schädigung verstreicht.

[2] Dr. H. Freude besorgte in dankenswerter Weise die Bestimmung einiger Coleopteren.

Tabelle 3. *Paralysierungszeiten von Ameisen, die verschiedene Wanzenarten angriffen und von ihnen mit Sekret benetzt wurden*

Wanzenspecies	Angreifer	Angriffstelle der Wanze	Paralysierungszeit des Angreifers
Adelphocoris lineolatus (Gz.) (Miridae)	*Lasius* sp.	rechtes Hinterfemur	7 min
Adelphocoris seticornis (F.) (Miridae)	*Lasius niger*	rechte Mitteltibia	15 min
Stenodema holsatum (F.) (Miridae)	*Lasius niger*	linke Mitteltibia	einige Stunden
Anthocoris nemorum (L.) (Anthocoridae)	*Lasius niger*	linke Hintertibia	sechs Versuche schwanken zwischen 3 und 15 min
Nabis rugosus (L.) (Nabidae)	*Lasius niger*	verschiedene Körperteile	acht Versuche schwanken zwischen 2 und 25 min
Lygus rugulipennis POPP. (Miridae)	*Lasius niger*	rechte Hintertibia	20 min
Drymus silvaticus (F.) (Lygaeidae)	*Lasius niger*	Vordertibia	15 min
Rhyparochromus adspersus (Ms. et R.) (Lygaeidae)	*Lasius niger*	linker Fühler	15 min
Corizus hyoscyami (L.) (Rhopalidae)	*Lasius niger*	Hinterbein	11 min
Rhopalus maculatus (FB.) (Rhopalidae)	*Lasius niger*	Hinterbein	5 min
Palomena prasina (L.) (Pentatomidae)	*Lasius niger*	Hintertibia	15 min
Rubiconia intermedia (WLFF). (Pentatomidae)	*Lasius niger*	verschiedene Körperteile	10 sec, 1 und 7 min

Oebalus pugnax (F.) (Pentatomidae) feststellen konnten. WATERHOUSE, FORSS und HACKMAN (1961) untersuchten das Sekret verschiedener Wanzenarten. Sie fanden bei *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae) 2-Hexenal, 2-Decenal und n-Tridekan, bei *Poecilometris strigatus* (Pentatomidae) 2-Hexenal und 2-Octenal und bei *Mictis profana* und *Amorbus rubiginosus* (Coreidae) n-Hexanal. BLUM, CRAIN und CHIDESTER (1961) konnten 2-Hexenal bei der Pentatomide *Acanthocephala femorata* und BLUM (1961) 2-Hexenal bei der Pentatomide *Brochymena quadripustulata* feststellen.

Bei den untersuchten Arten handelt es sich mit Ausnahme von *Nezara viridula* (L.), die in Südeuropa vorkommt, um amerikanische und australische Arten. Veröffentlichungen über Untersuchungen mitteleuropäischer Arten stehen bis jetzt noch aus. Doch teilte SCHILDKNECHT brfl. mit, daß er außer n-Hexenal bei den ein heimischen Pentatomiden auch Homologe, Octenal und Dekenal fand. Ich habe außer einer Reihe von Pentatomiden und Coreiden auch andere Wanzen untersucht und bis jetzt, mit nur einer Ausnahme (s. u.), bei allen Aldehydreaktionen

bekommen. Bei den meisten Wanzen scheinen also Gemische aus den oben erwähnten Aldehyden allgemein verbreitet zu sein.

Die Rhopaliden besitzen als einzige Familie keine Aldehyde. Ihr Sekret gibt mit Feulgen-Reagens keine Reaktion und hat auch nicht den charakteristischen Wanzengeruch. Es riecht vielmehr penetrant nach Thymol. Wenn Thymol im Sekret von *Rhopalus* vorkommen sollte, so würde diese Gattung über ein äußerst wirksames Insektizid verfügen. Der Nachweis steht noch aus, da von den winzigen Tieren bis jetzt noch nicht die erforderliche Menge Sekret gewonnen werden konnte.

Zur Untersuchung der biologischen Funktion des Sekretes ist auch die Kenntnis der quantitativen Zusammensetzung des Sekretes unerläßlich. Leider werden quantitative Angaben nur in der Arbeit von Blum, Traynham, Chidester und Boggus (1960) gebracht, die bei *Oebalus* 60% Tridekan, 40% Heptenal und Spuren anderer Verbindungen fanden.

Immerhin erlauben die bisherigen Analysen die Annahme, daß das Wanzensekret sich wie ein *Fettlösungsmittel* verhält, d. h. lipophile Eigenschaften besitzt. Damit stimmt überein, daß es in Wasser unlöslich ist und als Tropfen auf der Wasseroberfläche schwimmt. Der lange aliphatische Rest der Aldehyde würde diese Tatsache ebenso erklären wie das Vorkommen von n-Tridekan im Sekret.

3. Auf welchem Weg dringt das Wanzensekret in den Insektenkörper ein?

Die oben (S. 656) beschriebene Wirkung des Wanzensekretes kann nur so erklärt werden, daß das Sekret am benetzten Tier durch die Cuticula eindringt, zum Nervensystem oder zur Muskulatur gelangt und dort die Paralyse auslöst.

Für eine Flüssigkeit bestehen zwei Wege, um ins Innere eines Insektes zu gelangen:

A. Indem sie direkt das Integument des Insektes durchdringt.

B. Indem sie in die Tracheen eindringt und von dort aus durch die Tracheenwand in das Innere wandert.

Wir wollen zunächst die erste Möglichkeit behandeln.

a) Der Weg des Wanzensekretes durch das Integument der Körperoberfläche. *α) Beweis der Durchlässigkeit des Integumentes gegenüber Wanzensekret.* Für die folgenden Versuche hat sich das letzte Larvenstadium von *Calliphora erythrocephala* Meig. als günstig erwiesen; es sind nur zwei Stigmen am caudalen Körperende vorhanden, die einen lipophoben Reusenmechanismus besitzen. Daher besteht keine Gefahr, daß Sekret durch die Stigmen eindringt. Bringt man Wanzensekret auf die Cuticula dieser Tiere, so tritt nach $^1/_4$—2 min der Tod ein.

In einer weiteren Versuchsreihe habe ich verschiedenen Heuschrecken und Saturnidenraupen die Abdominalstigmen und die Metathorakalstigmen mit wasserlöslichem Syndetikon verklebt. Diese Tiere wurden

dann dorsal und ventral am Abdomen mit Wanzensekret eingepinselt. Auch hier führte die Benetzung zum Tode des Versuchstieres, allerdings erst nach Applikation von größeren Mengen. Dünnhäutige Versuchsinsekten, wie Saturnidenraupen, sind wesentlich anfälliger gegenüber Wanzensekret (Paralysierungszeiten etwa 30 sec) als dickhäutige Insekten, wie Heuschrecken der Gattung *Chorthippus* oder *Stenobothrus* (Paralysierungszeiten 1—3 min). Das gibt bereits einen Hinweis, daß der Aufbau der Cuticula die Durchdringungsrate beeinflußt. Dieser Aufbau der Cuticula muß kurz erörtert werden, ehe die Frage der Überwindung der Cuticulaschranke weiter behandelt wird.

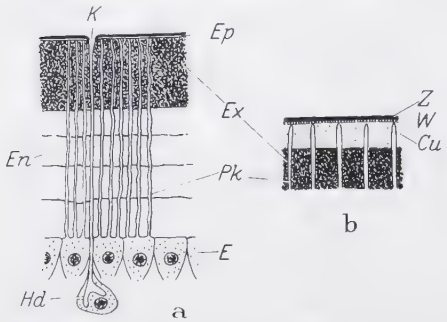

Abb. 17. a Schnitt durch eine Insektencuticula. b Schematischer Schnitt durch die äußeren Cuticulaschichten (a und b nach WIGGLESWORTH 1948). *Cu* Cuticulinschicht; *E* Epidermiszellen; *En* Endocuticula aus Protein und Chitin; *Ep* Epicuticula; *Ex* Exocuticula aus Sclerotin und Chitin; *Hd* Hautdrüse; *K* Drüsenkanal; *Pk* Porenkanäle; *W* Wachsschicht; *Z* Zementschicht. Die unter der Wachsschicht liegende Polyphenolschicht ist auf dem Querschnitt auf Grund ihrer geringen Dicke nicht zu sehen

β) Der Bau der Insektencuticula und seine Beziehung zur Giftwirkung. Die Cuticula der Insekten wird in die oberflächlich liegende Epicuticula und in die tiefer liegende Procuticula, die sich wieder in die Exo- und die Endocuticula gliedert, unterteilt (DENNELL und MALEK 1954, WIGGLESWORTH 1948b und c).

Die Procuticula besteht aus einem Chitinrahmenwerk, in dem die Chitinmizellen mit einem Protein, dem „Arthropodin" eng assoziiert sind (WIGGLESWORTH 1948b, HURST 1948). FRAENKEL und RUDALL (1947) nehmen an, daß Lagen von Chitin und Protein abwechseln oder eine Gitterstruktur bilden. Das bernsteinfarbene Material, das die Chitinmizellen zusammenbindet, soll aus gegerbtem Protein (Sklerotin) bestehen, das besonders die Exocuticula auszeichnet (WIGGLESWORTH 1948c, PRYOR 1940). Diese Schichten werden bei vielen Insekten von den Porenkanälen (WIGGLESWORTH 1948c) durchzogen, die zytoplasmatische Zellfortsätze (WIGGLESWORTH 1948c) oder Chitinfilamente (DENNELL 1946, PFAFF 1952) enthalten sollen.

Als Schranke gegenüber lipophilen Giften hat die Procuticula nur geringe Bedeutung (WIGGLESWORTH 1945, HURST 1943), da die Porenkanäle die Diffusion des Giftes in die Epidermis erlauben und außerdem noch freie Diffusion des Giftes durch das Maschenwerk der Procuticula möglich ist. Das machen auch die auf S. 671 angeführten Versuche deutlich. Nach dem Gerben der Cuticula ist allerdings das Eindringen von Lipoidlösungsmitteln erschwert, da die Gerbesubstanzen spezifische Acceptorgruppen blockieren (HURST 1943, WIGGLESWORTH 1933, FRAENKEL und RUDALL 1940, TRIM 1941, PRYOR 1940).

Bezüglich des Aufbaus der Epicuticula ergänzen sich die Ansichten von vier Autoren. WIGGLESWORTH (1947, 1948) und KRAMER und WIGGLESWORTH (1950) fanden bei der Wanze *Rhodnius prolixus*, bei *Periplaneta americana* und *Tenebrio molitor* vier verschiedene Schichten (s. Abb. 17). Von innen nach außen folgen: 1. Die Cuticulinschicht, die aus gegerbten Lipoproteinen besteht; 2. die Poly-

phenolschicht aus Vorläufern der Chinone, die die Cuticula gerben; 3. die Wachsschicht; 4. die Zementschicht, eine gegerbte und mit Lipoiden assoziierte Proteinschicht, die die Wachsschicht vor Beschädigungen schützt.

Die Wachs- und Zementschicht von *Rhodnius* und *Tenebrio* ist hart, während *Periplaneta* eine ölige Schmiere als Wachsschicht besitzt (Dusham 1918). Auch über dieser Schmiere fanden Kramer und Wigglesworth (1950) eine zusammenhängende Zementschicht. Richards (1951) zweifelt dies an, da nach Ramsay (1935) die Wachsschicht von *Periplaneta* einen aufgetragenen Wassertropfen mit einer genügend dicken Schicht überzieht, um Interferenzfarben hervorzubringen. Eine darüber liegende Zementschicht würde dies verhindern.

Dennell (1946, 1947, 1950) und Dennell und Malek (1954) unterteilen die Cuticulinschicht in eine zentral liegende proteinhaltige Schicht und eine peripher liegende Lipoproteinschicht.

Ihre Auffassung von Wachs- und Zementschicht weichen nicht von der Wigglesworths ab. Sie betrachten aber die Polyphenolschicht Wigglesworths nicht als eine eigene Schicht, sondern halten sie für eine Proteinlage, die die Cuticulinschicht imprägniert.

Die Epicuticula der *Calliphora*larven besteht nach diesen Autoren nur aus der Cuticulinschicht. Dennell fand bei diesen Tieren keine Wachs- und Zementschicht, was verständlich ist, wenn wir bedenken, daß die beiden äußersten Schichten der Epicuticula von Dermaldrüsen abgesondert werden, die den *Calliphora*larven fehlen.

Richards (1951) behält im wesentlichen das Schema von Wigglesworth bei, unterscheidet aber bei der Cuticulinschicht wie Dennell und Malek auch eine „basal protein layer" und eine „lipoprotein layer".

In diesem Rahmen interessiert noch der Aufbau der Tracheenwände, die im allgemeinen die Struktur des Integuments zeigen. Über den Feinaufbau der Tracheen und Tracheolen fehlen bis heute genaue Untersuchungen. Nach Richards (1951) sind Endo- und Epicuticula vorhanden.

Warum ist das Sekret in der Lage, die Cuticula mancher Insekten zu durchdringen? Diese Fähigkeit hat zur Voraussetzung, daß die Cuticula mit Sekret benetzbar ist und daß eine Wechselwirkung des Sekretes mit den Strukturen der Cuticula besteht.

γ) Die Benetzbarkeit der Cuticulaoberfläche. Die Benetzbarkeit hängt von der chemischen Beschaffenheit der Cuticulaoberfläche und der benützten Flüssigkeit ab. Hurst (1948) konnte zeigen, daß die Cuticula von *Calliphora*-larven von Wasser und von Fettlösungsmittel benetzt werden kann, woraus er auf heterogene Protein- und Lipoidstrukturen an der Cuticulaoberfläche schloß. Wasser kann ja nur an die Proteinstrukturen, Fettlösungsmittel nur an die „lipid loci" adsorbiert werden. Zu demselben Schluß gelangten Dennell und Malek (1954).

Gleiches gilt für Insekten, die eine zusammenhängende Zementschicht besitzen. Die Oberfläche von *Periplaneta* verhält sich demgegenüber hydrophob, ein Zeichen, daß die Wachsschmiere hier oberflächlich liegt (Dusham 1918, Richards 1951).

Wichtig ist für unser Problem, daß die Cuticulaoberfläche der Insekten auf Grund ihres hohen Lipoidgehaltes in jedem Fall lipophil ist (Gäbler 1939, Richards 1951, Eisner 1961). Diese Tatsache ist für die Wirkungsweise des lipophilen Wanzensekretes entscheidend. Benetzt man einen kleinen Teil der Abdominaltergite von *Formica* mit

einem Tropfen *Carpocoris*-sekret, so breitet sich die Flüssigkeit sofort über das ganze Abdomen aus. Dem Sekret ist damit eine große Angriffsfläche für das Eindringen durch die Cuticula gegeben.

δ) Die Wechselwirkung zwischen Sekret und Cuticula. Da die Hauptkomponenten des Sekretes bekannt sind (vgl. S. 657), war es möglich, im Modellversuch die Durchtrittsrate der Einzelkomponenten und der Summe der Komponenten zu ermitteln. Dabei mußte sich zeigen, ob die Aldehyde oder das Tridekan oder beides zusammen das entscheidende

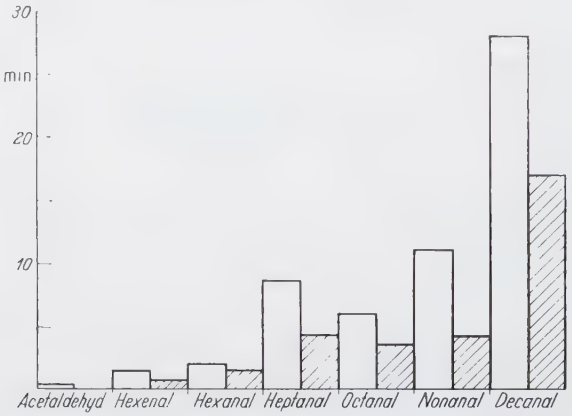

Abb. 18. Die Giftwirkung von Aldehyden durch die Cuticula bei eingetauchten Larven von *Calliphora erythrocephala* MEID. Die Ordinate bezeichnet die Paralysierungszeiten; die Abszisse die im einzelnen im Versuch verwendeten Aldehyde. Die weißen Säulen repräsentieren die Paralysierungszeiten reiner Aldehyde, die gestreiften Säulen die von Gemischen aus 50 % Aldehyd und 50 % n-Tridekan. Jedem Wert liegt ein Mittelwert aus 10 Einzelversuchen zugrunde. Die entsprechenden Werte der weißen und gestreiften Säulen konnten (mit Ausnahme des Decanalwertes) statistisch gut gegeneinander gesichert werden ($p < 0{,}0027$, PÄTAU 1943)

Agens sind. Zu diesem Zwecke wurden *Calliphora*-larven des letzten Stadiums in je 5 cm³ der jeweiligen Versuchsflüssigkeit getaucht und die Paralysierungszeiten gemessen. Störende Einflüsse (z. B. zeitlich inkonstanter Giftzustrom), die bestehen, wenn Insekten nur mit einem feinen Giftfilm bedeckt sind, waren dadurch ausgeschaltet.

Für unser Problem von Bedeutung ist allein die Kettenlänge des Kohlenwasserstoffrestes der Wanzenaldehyde als Ausdruck seiner Lipoidlöslichkeit. Deshalb wurden die schwer zu beschaffenden Wanzenaldehyde in den Modellversuchen durch eine homologe Reihe von gesättigten Aldehyden (Hexanal, Heptanal, Octanal, Nonanal und Decanal) ersetzt. Außerdem konnte 2-n-Hexenal[1] getestet werden. Um eine Wirkung des Tridekan festzustellen, wurden Reihenversuche mit den

[1] Herrn Priv.-Doz. Dr. H. SCHILDKNECHT bin ich für die Beschaffung des 2-n-Hexenal und des Tridekan zu großem Dank verpflichtet.

reinen Aldehyden und mit einem Gemisch von 50% des jeweiligen Aldehyds und 50% Tridekan durchgeführt.

Das Ergebnis dieser Versuche zeigt Abb. 18. Die weißen Säulen zeigen, daß die Aldehyde allein schon das Integument durchdringen und ihre Giftwirkung entfalten können. Die ihnen zugeordneten Paralysierungszeiten nehmen mit der Länge der Kohlenwasserstoffkette zu. Acetaldehyd, der nur aus Vergleichsgründen herangezogen wurde, zeigt die schnellste, Decanal die langsamste Wirkung. Das ist allein auf eine Veränderung der Durchtrittsrate zurückzuführen, wie wir noch sehen werden. Die gestreiften Säulen machen die Wirkung des Tridekan deutlich. Die Paralysierungszeiten aller Aldehyde sind verkürzt. Tridekan beschleunigt demnach den Paralysierungsprozeß erheblich.

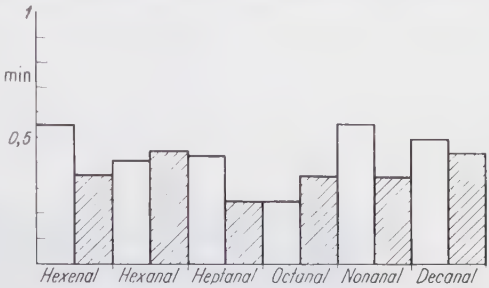

Abb. 19. Die Giftwirkung von Aldehyden, in die Leibeshöhle der Larven von *Calliphora erythrocephala* eingespritzt (je 0,25 ml). Die Ordinate bezeichnet die Paralysierungszeiten. Die Abszisse bezeichnet die verwendeten Aldehyde. Die weißen Säulen repräsentieren die Paralysierungszeiten reiner Aldehyde, die gestreiften Säulen die von Gemischen aus 50 % Aldehyd und 50 % n-Tridekan. Jedem Wert liegt ein Mittelwert aus 10 Einzelversuchen zugrunde. Die Versuche wurden bei 21° C durchgeführt

Die Wirkung des Tridekan beruht nicht auf einer zusätzlichen Giftwirkung. In reines Tridekan getauchte *Calliphora*-larven lebten nach $4^1/_2$ Std noch ohne wesentliche Zeichen einer Schädigung. Ebenso konnten $^1/_5$ ml eingespritztes Tridekan bei den Larven keine Schädigungen hervorrufen.

Eine mit dem Steigen der Homologen anwachsende Kurve der Paralysierungszeiten führt zu der Ansicht, daß die biologische Aktivität der Aldehyde und ihrer Tridekangemische Ausdruck eines begrenzenden Faktors ist. Dieser Faktor würde sich in der *Diffusion* durch die Cuticula manifestieren.

Eine weitere Möglichkeit wäre die, daß die unterschiedlichen Paralysierungszeiten der Aldehyde ihrer unterschiedlichen *Toxizität* entsprächen. Es konnte jedoch durch Einspritzen der Aldehyde in *Calliphora*larven bewiesen werden, daß letztere Annahme nicht zutrifft.

Zehn Larven von *Calliphora erythrocephala* des letzten Stadiums wurden je Tier $^1/_5$ ml der verschiedenen Aldehyde und ihrer Tridekangemische ventral eingespritzt und von den Paralysierungszeiten der Mittelwert genommen.

Wie aus Abb. 19 ersichtlich ist, liegen die Werte, die bei den Versuchen mit den reinen Aldehyden gewonnen wurden, im gleichen Bereich, d. h. die Toxizität der verschiedenen Aldehyde ist nahezu gleich. Das beweist also weiterhin, daß bei den Aldehyden die Giftwirkung

von der Carbonylfunktion und nicht von der Kohlenwasserstoffkette bestimmt wird. Die Säulen der Werte des Tridekangemisches (schraffiert) lassen sich statistisch gegen die der reinen Aldehyde (ausgezogen) nicht absichern ($P = 0{,}38; 0{,}79$). Die Gemische haben also die gleiche toxische Wirkung wie reine Aldehyde, wenn sie eingespritzt werden.

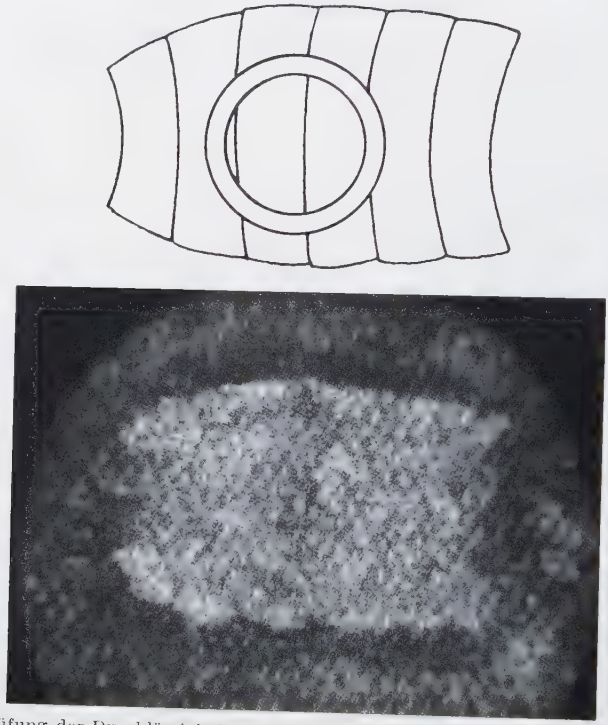

Abb. 20. Prüfung der Durchlässigkeit von *Periplaneta*-tergiten gegenüber reinem Hexenal. Oben: Skizze des Versuches. Auf das herauspräparierte Tergit von *Periplaneta americana* wurde ein Glaszylinder aufgeklebt. In den Glasring wurden zwei Tropfen reines 2-Hexenal gegeben. Die Flüssigkeit wurde durch den Glasring gehindert, sich über die ganze Cuticula auszubreiten. Benetzung mit der Cuticulaoberfläche trat also nur innerhalb des Glasringes ein. Unten: Das Versuchsergebnis nach 10 min. Die Stelle, wo das Tergit auf dem mit Dinitrophenylhydrazin getränkten Filtrierpapier lag, ist als helles Fenster gut zu sehen. Innerhalb des Ringes ist keine Schwärzung zu sehen. Der Aldehyd allein vermochte die Cuticula in 10 min nicht zu durchdringen. Die Peripherie der Abbildung erscheint dunkel, weil durch das Verdampfen des Aldehyds — die Versuche wurden unter einer Glasglocke gemacht — die Papierzone um das Cuticulastück unter Bildung von Hydrazon angefärbt wird

Zur weiteren Bestätigung, daß Tridekan nur die Durchtrittsrate vergrößert, wurde noch eine andere Versuchsreihe angestellt. Die Aldehydmenge, die durch die Cuticula gedrungen war, konnte dabei direkt durch einen Farbtest nachgewiesen werden. Abdominaltergite von *Periplaneta americana* wurden herausgeschnitten, in Wasser gelegt und von Geweberesten gesäubert. Diese Cuticulapräparate wurden paarweise

auf Filterpapier gelegt, das mit 2,4-Dinitrophenylhydrazin getränkt war. Das gelbe Phenylhydrazin reagiert mit Aldehyden zum orangefarbenen Phenylhydrazon. Nun wurde mit Syndetikon je ein Glaszylinder (0,5 cm Höhe, 0,5 cm ∅) auf die Cuticula geklebt und zwei Tropfen reinen 2-n-Hexenals bzw. zwei Tropfen eines Gemisches aus

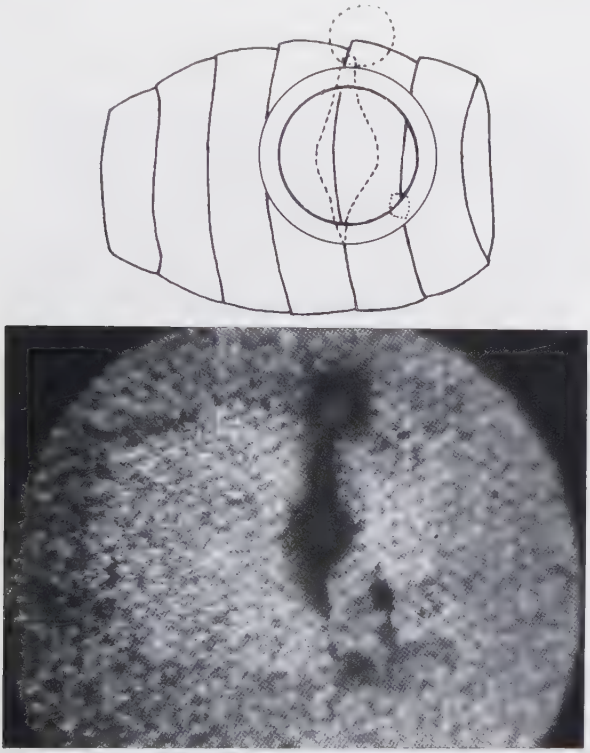

Abb. 21. Prüfung der Durchlässigkeit von *Periplaneta*-tergiten gegenüber einem Tridekan-2-Hexenal-Gemisch. Oben: Skizze des Versuches wie in Abb. 21. Unten: Das Versuchsergebnis nach 10 min zeigt eine Schwärzung der Unterlage innerhalb der benetzten Fläche. Die längliche Form der Schwärzung zeigt an, daß das Gemisch die Intersegmentalhaut schneller durchdringt als die harten Tergite. Das Aldehyd-Tridekan-Gemisch hat die Cuticula in 10 min durchdrungen

einem Teil 2-n-Hexenal und einem Teil n-Tridekan in den Glaszylinder der Präparate gegeben, so daß je ein kreisförmiges Stück der Cuticula benetzt wurde. Der Glaszylinder verhindert ein Ausbreiten der Flüssigkeit auf der Cuticulaoberfläche.

In der Tat zeigt das Cuticulastück, auf das reines Hexenal eingewirkt hat, nach 6 min nur einen ganz schwachen Hydrazonschatten im Zentrum des vom Glasring bedeckten Areales (Abb. 20). Sowie aber Tridekan dem Aldehyd beigegeben wird, erscheint an der Benetzungsstelle ein intensiv orangeroter Fleck, der andeutet, daß viel Aldehyd

an dieser Stelle die Cuticula passiert hat (Abb. 21). Die Längsausdehnung des Phenylhydrazonfleckes befindet sich im Bereich einer Intersegmentalhaut und bestärkt die Befunde HURSTs, daß gegerbte Cuticulaabschnitte für Lipoidlösungsmittel schlechter durchdringbar sind als weiche Cuticula, wie sie an den Gelenkmembranen der Tergite zu finden sind.

Die Tatsache, daß im zweiten Falle mehr Aldehyd zur selben Zeit die Cuticula durchdringt, legt die Vermutung nahe, daß Tridekan allein diffusionsbeschleunigend wirkt. Diese Frage soll jetzt noch gesondert diskutiert werden.

b) Die Theorie der Lipoiddurchlässigkeit der Insektencuticula. HURST (1943) bezeichnet die Cuticula von Fliegenlarven, die keine Zementschicht besitzt, als ein zusammengesetztes visco-elastisches System aus hydrophilem Proteingel, das mit Lipoiden assoziiert ist. Die Faktoren, die die Giftdiffusion durch die Cuticula begrenzen, setzen deshalb an verschiedenen Orten des Giftmoleküls an. Sie können in drei Gruppen eingeteilt werden (HURST 1943):

1. die polare Wechselwirkung der Giftmoleküle mit der Proteinkomponente der Cuticula;

2. die apolare van der Waalsche Wechselwirkung zwischen der Kohlenwasserstoffkette des Giftmoleküls und der Lipoidkomponente der Cuticula;

3. die „funktionelle Viskosität", das ist die gegenseitige Kohäsion der lipophilen Elemente innerhalb des cuticulären Gitterwerkes, die mit der Anzahl der Haftpunkte ansteigt.

Zum Newtonschen Viskositätsbegriff steht sie in keiner näheren Beziehung. Durch Zugabe von Fettlösungsmitteln kann die Kohäsion zwischen den Lipoidketten verringert werden, was ein Anwachsen der Cuticulapermeabilität für solche Substanzen zur Folge hat („Carrier activity" nach HURST 1943).

Wir wollen nun die Wirkung dieser Faktoren bei diesen Aldehyden und ihren Tridekangemischen genauer prüfen: Beim Acetaldehyd scheint eine starke polare Wechselwirkung der Aldehydgruppe mit den Proteinen zu bestehen, die eine Diffusion durch das cuticuläre Netzwerk begünstigt. Beim Hexenal und Hexanal ist die Kohlenwasserstoffkette wesentlich länger, was zusammen mit der Wirkung der polaren Gruppe infolge eines Gleichgewichtes zwischen polarer und apolarer Wechselwirkung eine größere Adsorption an die Cuticula zur Folge hat. Damit wird die Diffusion dieser Stoffe durch die Cuticula herabgesetzt. Einen Höhepunkt erreicht die Adsorption der Giftmoleküle beim Heptanal, während beim Oktanal die apolare Wechselwirkung der Kohlenwasserstoffkette mit den Cuticulalipoiden das Übergewicht gewinnt. Beim Nonanal und Dekanal dürfte nach HURST (1943) das Anwachsen der Kettenlänge ein Anwachsen der Kohäsion zwischen den Aldehydmolekülen und damit ein Absinken der Diffusionsrate bewirken.

Die diffusionsbeschleunigende Wirkung des Tridekan ist auf die „Carrier activity" zurückzuführen. Tridekan tritt als apolares Lipoidlösungsmittel in apolare Wechselwirkung mit den Lipoiden der Cuticula

und wandelt ein engmaschiges cuticuläres Netzwerk (hohe „funktionelle Viskosität") in ein weitmaschiges Netzwerk (niedrige „funktionelle Viskosität") um.

Haben die Giftmoleküle die Epicuticula passiert, so stellt die Procuticula (s. o.) keine Schranke mehr dar. Eine Lösung des Giftes in den Zell-Lipoiden und ein Wandern an bestimmte Rezeptoren, z. B. entlang den Nerven ins Zentralnervensystem ist dann ohne weiteres möglich.

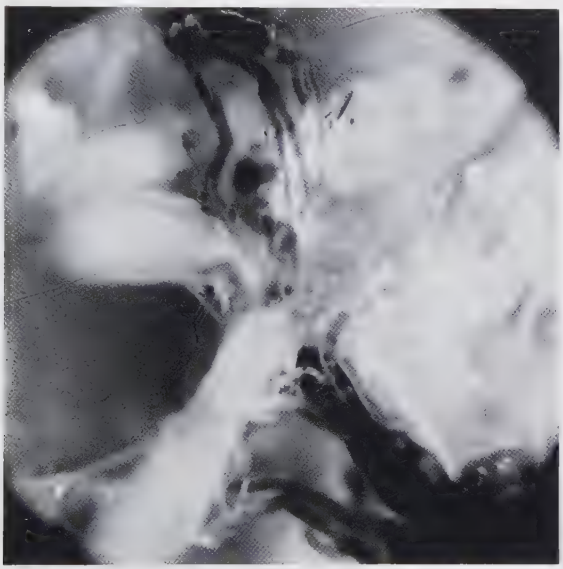

Abb. 22. Ovarialtracheen von *Carpocoris purpureipennis* (De G.), die mit Wanzensekret imbibiert sind; das Sekret ist mit Sudan-schwarz B gefärbt. Vergr. etwa 30fach

c) Der Weg des Wanzensekretes durch die Tracheen. Da die Tracheenwand als Abkömmling der Außencuticula ebenfalls lipophile Eigenschaften besitzt (Gäbler 1939, Richards 1951), kann das Wanzensekret über die Stigmen in das Tracheensystem bis in kleinste Verzweigungen eindringen: Frischtote Weibchen von *Carporis purpureipennis* wurden aufpräpariert und die Ovarialtracheen, die vom ersten Abdominalstigma versorgt werden, freigelegt. Einige Sekrettropfen aus dem Reservoir des Tieres wurden mit Sudanschwarz B angefärbt und an das Stigma gebracht, worauf das Sekret kapillar aufgesaugt wurde und selbst kleinste Tracheen schwarz färbte (Abb. 22). Diese Versuche zeigen an anderen Insekten, wie Ameisen und Käfern, die gleichen Ergebnisse.

Eine weitere Reihe von Versuchen bestätigt die große Wirksamkeit des Wanzensekrets durch die Tracheen. Wanzen und Laufkäfer sind,

soweit wir bisher feststellen konnten, die einzigen Insektengruppen, die eine undurchlässige Cuticula besitzen. Gibt man jedoch geringe Sekretmengen direkt auf die Stigmen von *Carpocoris* und anderen Wanzen, so kann man beobachten, wie 1—2 sec nach Benetzung bereits die Paralyse des Tieres eintritt. Aus diesen Versuchen ist außerdem ersichtlich, daß die Paralyse über das Tracheensystem wesentlich rascher erfolgt als über das Integument (S. 657). Da sich das liphophile Sekret schnell über die Cuticula ausbreitet, dürften so gut wie immer die Stigmen von ihm erfaßt werden.

Wenn das Eindringen des Sekretes durch die Stigmen nicht stattfinden konnte — wie es in unserem Versuch bei den *Calliphora*-larven der Fall war — so verzögert sich die Wirkung wesentlich (vgl. S. 660). GÄBLER (1939) räumt der *erstickenden* Wirkung von Substanzen, die durch die Stigmen in das Tracheensystem eindringen, große Bedeutung ein. Er spricht geradezu von Erstickungsmitteln. Versuche, in denen *Lasius niger* mit Paraffinöl, einer ungiftigen Substanz, also einem Erstickungsmittel im Sinne GÄBLERS, betupft wurden, demonstrierten, daß auf solche Weise behandelte Tiere noch nach $^1/_2$ Std Lebenszeichen von sich geben. Die erstickende Wirkung dürfte angesichts der stark toxischen Wirkung des Aldehydgemisches der Wanzen zu spät eintreten: Ehe sich die Asphyxie bemerkbar macht, ist das Tier schon von der toxischen Wirkkomponente getötet.

Hier ist noch hinzuzufügen, daß n-Tridekan die Giftwirkung von Aldehyden im Tracheensystem nicht beeinflußt. Die Gründe hierfür sind unbekannt. Wahrscheinlich ist die Wand der Tracheen so dünn, daß eine „Carrier activity" gar nicht zur Wirkung kommt. Bei *Tenebrio molitor* L. beispielsweise ergaben sich für Hexenal/Tridekan-Gemisch dieselben Paralysierungszeiten (im Mittel 29,5 sec), wie für reines Hexenal (im Mittel 29,0 sec.).

IV. Der Selbstschutz der Wanzen

Eine entscheidende Frage zur Funktion des Wanzensekretes ist, ob sich dessen Besitzer gegen sein eigenes Gift schützt. Wir haben dabei zu untersuchen: a) ob das Sekret in Körperhöhlen gebracht giftig ist, b) wenn ja, inwiefern die Cuticula ein Durchdringen des Sekretes ins Körperinnere verhindert.

Zu a) sind bereits Versuche vorweg genommen (vgl. S. 667). Ins Tracheensystem gebracht, wirkt das Sekret als starkes Gift. Eine zweite Versuchsreihe bestätigt dieses Ergebnis: Imagines von Pentatomiden *(Carpocoris)* wurde das erste Abdominalsternit medioventral mit einer keimfrei gemachten Nadel durchstochen und das darüberliegende Reservoir aufgeschlitzt, so daß sich sein Inhalt mit der Hämolymphe des Tieres mischen mußte. In Blindversuchen wurde die Nadel in die hinteren Abdominalsternite eingestochen, wobei das Reservoir unverletzt blieb. Diese Versuche zeigen, *daß das Sekret auf den eigenen Körper eine toxische Wirkung ausübt.*

Es sei hier ein Protokollauszug gegeben:

10. Juni 1961: Einem *Carpocoris*-männchen wird das Reservoir, wie oben beschrieben, durchstochen. Es wird nach 10 min lethargisch, taumelt umher, kann

sich nach dem Umfallen nicht mehr aufrichten und winkelt seine Beine ab. Das Tier ist vollständig gelähmt. Nach 2 Std setzt eine langsame Besserung ein, die fast zur völligen Wiederherstellung führt.

Blindversuch: Einem Carpocorismännchen wird das fünfte Abdominalsternit durchstochen. Das Tier bleibt unvermindert aktiv.

b) Wie sich herausstellte, wird der Selbstschutz der Wanzen durch zwei besondere Eigenschaften der Wanzencuticula gewährleistet:

1. Durch die Undurchlässigkeit gegen Sekret und 2. durch die Ausbildung gewisser Oberflächenstrukturen, die das Eindringen des Sekretes in die Stigmen verhindert.

1. Die Undurchlässigkeit der Wanzencuticula gegenüber Wanzensekret

Sekret von *Carpocoris purpureipennis* (De G.) und *Dolycoris baccarum* L. wurde auf die Dorsalseite verschiedener Wanzenarten aufgetragen und die Paralyse abgewartet. Wie Tabelle 2 für die übrigen Insektengruppen zeigt, war die Paralyse normalerweise in spätestens 5 min eingetreten. Wenn hier nach 15 min noch keine Paralyse auftrat, wurde der Versuch negativ gewertet; es durfte dann mit Sicherheit angenommen werden, daß die Cuticula undurchlässig war. Durch eine solche Versuchsanordnung wurde eine Wirkung durch das Tracheensystem ausgeschaltet, da sich die Stigmen der Wanzen auf der Ventralseite befinden. Überdies wurde mit dem Binokular laufend kontrolliert, ob nicht doch Sekret auf die Unterseite übertrat. Im Kontrollversuch wurde Sekret auf die Stigmen aufgetragen. Der Tod trat dann binnen Sekunden ein. Tabelle 4 faßt die Ergebnisse dieser Versuchsreihe zusammen.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß nur *Piesma salsolae* (Beck), *Dictyla echii* (Schrk.) und die Larven der Miriden *Leptopterna ferrugata* (Fall.), *Notostira* sp. und *Adelphocoris seticornis* F. eine Cuticula besitzen, die für Wanzensekret durchlässig ist. Alle anderen Arten besitzen eine sekretfeste Cuticula.

In Zusammenhang mit diesem Befund steht die morphologische Ausbildung der Drüsen: Bei den Piesmiden fehlen die Duftdrüsen, *Dictyla echii* (Schrk.) weist stark reduzierte Drüsen unbekannter Bedeutung auf und bei den Miridenlarven konnte niemals eine chemische Abwehr beobachtet werden. — Offenbar steht die Durchlässigkeit der Cuticula dieser Tiere gegen Wanzensekret mit der Rückbildung der Drüsen im Zusammenhang.

Die Undurchlässigkeit der Wanzencuticula gegen Sekret läßt sich auch mit dem Farbtest nachweisen, wie er auf S. 664 beschrieben wurde. Auf die herauspräparierten und gesäuberten Tergite von *Thasus acutangulus* (Stal.)[1] wurde Hexenal/Tridekan-Gemisch aufgetragen, was

[1] Für die Zusendung dieser Art sei Herrn Prof. Dr. T. Eisner (Cornell University, USA) herzlich gedankt.

Tabelle 4. *Die Durchlässigkeit der Cuticula gegen Wanzensekret bei 35 Wanzenarten*

Es bedeutet:

— = die Cuticula ist nicht durchlässig; + = die Cuticula ist durchlässig; ? = Tiere wurden nicht untersucht.

Familie und Art	Imago	Larve	Familie und Art	Imago	Larve
Plataspidae			Pyrrhocoridae		
Coptosoma scutellatum (G.)	—	?	*Pyrrhocoris marginatus* (KLT.)	—	—
Cydnidae			Piesmatidae		
Tritomegas sexmaculatus (RB.)	—	—	*Piesma salsolae* (BECK.)	+	?
Pentatomidae			Berythidae		
Carpocoris purpureipennis (DE G.)	—	—	*Neides tipularius* (L.)	—	?
Neotiglossa pusilla (GML.)	—	—	Tingidae		
Eusarcoris aeneus (SCOP.)	—	—	*Dictyla echii* (SCHRK.)	+	?
Coreidae			Phymatidae		
Syromastus rhombeus L.	—	—	*Phymata crassipes* (F.)	—	?
Enoplops scapha (L.)	—	—	Reduviidae		
Alydidae			*Coranus subapterus* (DE G.)	—	?
Alydus calcaratus (L.)	?	—	Nabidae		
Rhopalidae			*Nabis feroides* RM.	—	—
Rhopalus sp.	—	?	*Nabis mirmicoides* (O. C.)	?	—
Myrmus miriformis (FN.)	—	—	*Prostemma guttula* F.	—	?
Lygaeidae			Cimicidae		
Nysius punctipennis (H. S.)	—	—	*Cimex lectularius* L.	—	—
Lygaeus saxatilis (SCOP.)	—	—	Anthocoridae		
Geocoris ater (F.)	—	—	*Lyctocoris campestris* F.	—	?
Henestaris halophilus (BM.)	—	—	*Orius* sp.	—	?
Pterotmetus staphylinoides (SCHILL.)	—	—	Miridae		
			Adelphocoris seticornis (F.)	?	+
Sphagisticus nebulosus (FN.)	—	—	*Adelphocoris lineolatus* (GZ.)	—	?
Trapezonotus arenarius (L.)	—	—	*Lygus rugulipennis* (POPP.)	—	?
Megalonotus chiragra (F.)	—	—	*Notostira* sp.	?	+
Rhyparochromus pini (L.)	—	—	*Leptopterna ferrugata* FALL.	?	+

in der Zusammensetzung dem Wanzensekret entspricht. Selbst nach 15 min konnte kein Durchtritt des Gemisches durch die Cuticula dieser Wanze festgestellt werden.

Auch gegen andere Lipoidlösungsmittel ist die Wanzencuticula ein Diffusionshindernis. So ist bei *Rhodnius* die Permeabilität für Capronsäure/Essigsäure-Gemische bei weitem geringer als bei der Schabe *Blaberus* (EISNER, MEINWALD und GHENT 1961).

Es ist also anzunehmen, daß die Wanzencuticula Besonderheiten aufweist, die ihre Undurchlässigkeit gegen Wanzensekret bedingen.

Über den Feinbau der Wanzencuticula sind wir durch die Untersuchungen von WIGGLESWORTH (1947) an der Reduviide *Rhodnius prolixus* unterrichtet. Er fand, daß die Zementschicht dieser Art gegen mechanische und chemische Schädigung sehr widerstandsfähig ist.

WIGGLESWORTH hat auch nachgewiesen, daß diese Schicht für Lipoidlösungsmittel undurchdringlich ist, indem er Tiere in Chloroform tauchte und dann einer

Argentaffinreaktion unterzog. Bei alten Tieren wurde eine Anfärbung durch die bestehende Zementschicht verhindert, während durch das Fehlen der Zementschicht bei jungen Tieren die Wachsschicht in Chloroform gelöst und die Polyphenolschicht angefärbt wurde. Die Zementschicht konnte also vom Chloroform nicht durchbrochen werden.

Schon lange ist bekannt, daß nach Beseitigung der Zementschicht und Wachsschicht der Eintritt von Insektiziden beschleunigt wird (Wigglesworth 1948b) und daß Wachslösungsmittel die Diffusion von giftigen Substanzen in das Insekt erleichtern (Lennox 1940, O'Kane, Glover, Blinkle, Parker 1940, Morozow 1935, Umbach 1934). Da *Calliphora*-larven keine (Dennell 1946), *Periplaneta* zumindest keine zusammenhängende Zementschicht besitzt (Richards 1951), vermag ihre Cuticula Lipoidlösungsmittel nicht aufzuhalten.

Folgende Versuche sollen zeigen, daß die *zusammenhängende Zementschicht bei den Wanzen wirklich die Schranke für Lipoidlösungsmittel* darstellt.

Abreibungsversuche. An Larven von Pentatomiden wurde durch Reiben mit feinem Schmirgelpapier die Oberfläche der Tergite abgerieben, wobei an vielen Stellen die Epicuticula und damit die Zementschicht zerstört wurde, was eine mikroskopische Kontrolle sicherte. Diese auf solche Weise vorbehandelte Oberfläche wurde nun mit Wanzensekret benetzt. Es trat in allen Fällen ein rascher Tod der Tiere ein.

Dazu sei ein Protokollauszug gegeben: 18. August 1961. Eine abgeriebene *Carpocoris*-larve wird dorsal mit etwas *Carpocoris*-sekret betupft, sie stirbt nach 3 min. Kontrolle: Eine nicht abgeriebene *Carpocoris*-larve wird dorsal mit etwas *Carpocoris*-sekret auf der Dorsalseite benetzt, das Tier zeigt nach 15 min noch keine Lähmungserscheinungen.

Versuche mit frisch gehäuteten Wanzen. Es ist bekannt, daß die Zementschicht erst nach Häutung eines Insektes von Dermaldrüsen abgeschieden wird (Wigglesworth 1945, 1947a). Sie fehlt also bei frisch gehäuteten Tieren.

Es wurden frisch gehäutete Larven von *Carpocoris* und *Coriscus* mit Wanzensekret betupft, ohne dabei die Stigmen zu benetzen. Das hatte den augenblicklichen Tod der Tiere zur Folge. Die vollständig gehärteten Tiere des Kontrollversuchs zeigten keine Lähmungserscheinungen. Zweifellos ist also die Zementschicht die entscheidende Schranke.

Wir haben abschließend noch die Frage zu stellen, ob diese Eigenschaft nur der Zementschicht der Wanzen etwa auf Grund besonderer chemischer oder struktureller Eigenschaften zukommt — oder weil sie im Gegensatz zu anderen Insekten eine *zusammenhängende Lage* bildet. Für die Prüfung dieser Frage wurden große Laufkäfer herangezogen, da diese eine sehr dicke und lückenlose Zementschicht besitzen (Casper 1913, Kremer 1920, Schultze 1913, Stegmann 1929a und b). Es wurden Tergite von *Carabus hortensis* und *C. coriaceus* auf Filterpapier gespannt, das mit 2,4-Dinitrophenylhydrazin getränkt war und mit

Hexenal-Tridekan-Gemisch an kreisförmiger Stelle benetzt (vgl. S. 664). Selbst nach 15 min Einwirkungsdauer zeigte sich unter der Cuticula keine Bildung des Hydrazons. Damit ist der Beweis erbracht, daß kein Durchtritt des Aldehyd/Tridekangemisches durch die Käfercuticula stattgefunden hat[1]. Diese Ergebnisse lassen vermuten, daß das Vorhandensein einer Zementschicht in diesem Falle ein Eindringen von Lipoidlösungsmitteln verhindert. Möglicherweise spielt aber die stark gegerbte Exocuticula dieser Käfer dabei noch eine Rolle. Bekannt ist nämlich, daß die hochgradig gegerbte Exocuticula von gehärteten Insekten dem Durchtritt von Lipoidlösungsmitteln einen Widerstand entgegensetzt (HURST 1943). Es sind weitere Untersuchungen notwendig, um darüber Klarheit zu schaffen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Wanzensekret jene Integumente durchdringen kann, die keine oder keine zusammenhängende Zementschicht besitzen, wie es bei den *Calliphora*-larven und bei *Periplaneta* der Fall ist. Die Cuticula der Wanzen und Laufkäfer, die mit einer zusammenhängenden Zementschicht versehen sind, ist für das Sekret undurchdringbar.

2. Die Oberflächenstrukturen der Cuticula als Sonderschutz für die Tracheen

Es besteht bei der Abgabe des Sekretes immer die Möglichkeit, daß dieses sich vom Ausflußrohr aus über die Oberfläche der Pleuren bis zu den Stigmen ausbreitet, oder daß Sekret beim Spritzakt in der Umgebung des Orificium haften bleibt; es müßte sich dann schnell auf der Cuticulaoberfläche verteilen, sofern nicht besondere Vorrichtungen dies verhindern. Dies gilt vor allem für das metathorakale Stigma, das vom Epimerum und Postnotum überdeckt, innerhalb eines kapillaren Spaltes liegt. Dieser kapillare Spalt, der sich in nächster Nähe des Orificium hinzieht, könnte leicht Sekret aufnehmen und ins Stigma weiterleiten. Es fiel zunächst auf, daß die Thorakalsternite der Kugelwanze *Coptosoma scutellatum* (G.) eine samtähnlich mattes Aussehen zeigten. Eine eingehende Prüfung ergab, daß es sich hier um eine besondere Oberflächenstruktur der Epicuticula handelt, die man mit den Plastronstrukturen gewisser Wasserinsekten vergleichen kann. Sekret oder andere lipophile Flüssigkeiten, die auf die ventrale Thorakalseite aufgetragen werden, bleiben als kugeliges Tröpfchen an Ort und Stelle liegen, rollen ab oder fallen der Verdunstung anheim und breiten sich nicht weiter aus.

a) Die Cuticulastruktur der imaginalen Landwanzen. Betrachtet man die Oberfläche des Metasternum z. B. von *Carpocoris purpureipennis*

[1] Lebende Käfer sind hingegen äußerst anfällig für das Gift, da es sehr schnell durch die Tracheen eindringt.

(De G.) oder *Coptosoma scutellatum* (G.) mit 200facher Vergrößerung unter einem Binokular, so scheint die an anderen Stellen spiegelnde Oberfläche mit Wärzchen bedeckt zu sein, die in ihrem Zentrum eine Eindellung haben. Histologische Schnitte enthüllen eine hochdifferenzierte Feinstruktur: Auf der buckeligen Oberfläche der Epicuticula erheben sich Gebilde, die in ihrer Form Pilzen gleichen (Abb. 23 und 24). Ein dünner Stiel trägt einen kreisrunden bis ovalen Schirm, dessen Rand vertikal nach unten gebogen ist. Die Sockel der Stiele sind bei *Carpocoris* durch erhabene Rippen versteift, die vollkommen unregelmäßig auf der Cuticulaoberfläche verlaufen. Bei den Coreiden sind diese Rippen regelmäßig in Rechtecken angeordnet, an deren Schnittpunkten sich die Sockel der Stiele befinden. Die „Pilzchen" messen im Durchmesser durchschnittlich 9 μ, die Höhe des Stieles beträgt 6 μ. Mit der Erythrozyten-Zählkammer nach Thoma-Zeiss zählte ich im Mittel 10000 „Pilzchen" auf einen mm².

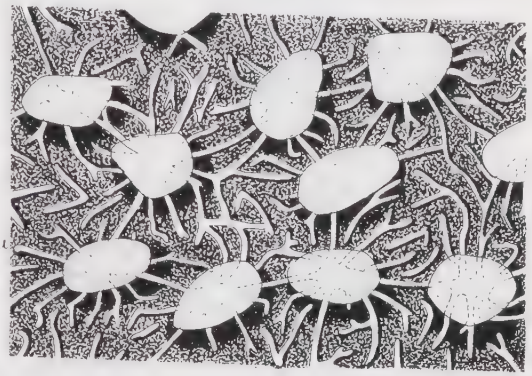

Abb. 23. Aufsicht auf die „Pilzchen"-Struktur im Ausführkanal von *Carpocoris purpureipennis* (De G.). Die Schirme sind als helle unregelmäßige Scheibchen über dem dunkleren Cuticulagrund mit den Versteifungsrippen gut zu sehen

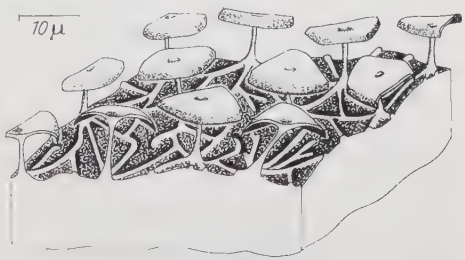

Abb. 24. Blockdiagramm eines Cuticulastückes von *Carpororis purpureipennis* (De G.), das mit „Pilzchen" besetzt ist. Die „Pilzchen" stehen dicht gedrängt. Zu ihren Sockeln ziehen unregelmäßige Versteifungsrippen

Diese Struktur kommt fast allen imaginalen Landwanzen zu und findet sich ausschließlich um das Orificium herum. Die Form und Größe des mit „Pilzchen" besetzten Feldes ist bei den einzelnen Gruppen unterschiedlich. Einen Eindruck davon vermittelt Abb. 26. Außerdem ist der gesamte chitinige Ausführkanal von der Verschlußvorrichtung ab und der Hohlraum der Furca stets mit „Pilzchen" besetzt. Eine kleine, unterschiedlich geformte Rinne, die vom Orificium ihren Ursprung nimmt und dorsal zieht, bleibt meist frei.

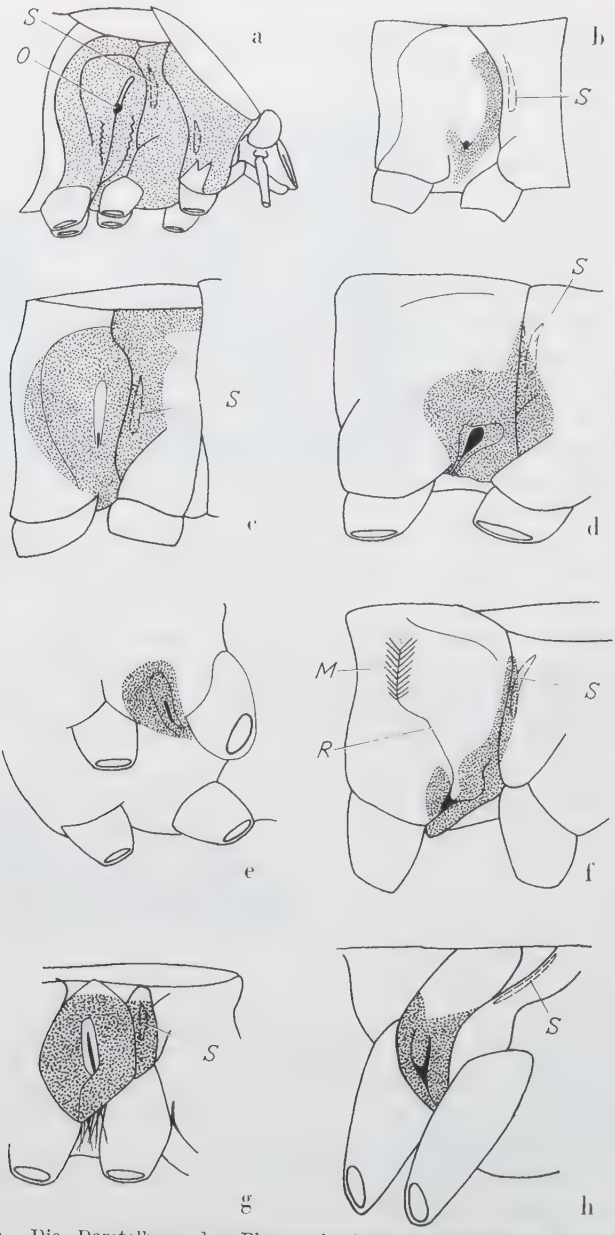

Abb. 25a—h. Die Darstellung der Pleurenoberflächen verschiedener Arten, die mit „Pilzchen"-Strukturen (punktierte Fläche) bedeckt sind. Meta- und Mesothorax werden in Seitenansicht gezeigt. a *Coptosoma scutellatum* (G.); b *Eurydema oleraceum* (L.); c *Eurygaster testudinaria* (GEOFFR.); d *Enoplops scapha* (F.); e *Alydus calcaratus* (L.); f *Rhopalus maculatus* (F.). Das Sekret fließt aus dem Orificium nach dorsal in einer Rinne (*R*), die nicht mit „Pilzchen" besetzt ist und sammelt sich in der Mulde M. Dort wird der Tarsus mit dem Sekret benetzt; g *Anthocoris nemorum* (L.); h *Adelphocoris lineolatus* GZ. Erklärung der Abkürzungen: *O* Orificium externum; *S* Lage des Metathorakalstigmas durch den Epimeriten des Mesothorax angedeutet.

Bei einer Reihe von Familien, wie den Miriden (*Adelphocoris* Rt.), Alydiden (*Alydus* F.) und Lygaeiden (*Lygaeus saxatilis* Scop.) ist nur die engere Umgebung des Orificium von der Cuticularstruktur erfaßt (Abb. 25 e, h). Andere Arten beziehen einen großen Teil des metathorakalen Episternits mit ein, wie *Enoplops* A. u. S. (*Coreidae*), *Brachypelta* A. u. S. (*Cydnidae*), *Anthocoris* Fall. (*Anthocoridae*) und *Nabis* Latr. (*Nabidae*) (Abb. 26 b, c, g). Wieder andere Arten dehnen diese Struktur auf die metathorakale Sternalplatte aus, z. B. *Pentatoma* Ol., *Eurygaster* Lap. (*Pentatomidae*), *Rhyparochromus* H. (*Lygaeidae*) und *Rhopalus* Schill. (*Rhopalidae*) (Abb. 26 c, d, f, g). Letztere Art ist insofern noch bemerkenswert, als sich bei ihr die Verteilung der Cuticularstruktur dem Verhalten angepaßt hat. Wie auf S. 652 beschrieben, verteidigt sich *Rhopalus*, indem er den Tarsus des Mittelbeines am sekretnassen Epimeriten benetzt und ihn am Angreifer abstreift. Dieses Verhalten wird dadurch möglich, daß eine Rinne vom dorsalen Rand des Orificium nach dorsocaudal in den Bereich des dorsalen Abschnittes des Epimeriten zieht, wo sie in einer kleinen Mulde endet. Diese Rinne ist in ihrem Verlauf frei von „Pilzchen" (s. Abb. 25 f), wodurch ein ungehindertes Ablaufen des Sekretes in die Mulde gewährleistet wird. In der Mulde sammelt sich das Sekret an und kann durch Benetzen des Tarsus übertragen werden.

Bei den meisten Arten (Abb. 25 b, c, d, f, g) ist die Grenze zwischen Meso- und Metapleuren ganz besonders weit nach dorsal mit „Pilzchen" besetzt. Hier befindet sich die Eintrittspforte zum Metathorakalstigma, die aus oben erörterten Gründen gut geschützt sein muß.

Nur bei einer Art (*Coptosoma scutellatum* [G.], Abb. 25 a) ist die Cuticulastruktur auf die Pleurite und Sternite aller drei Thorakalsegmente ausgedehnt. *Coptosoma* ist nämlich wegen der großen Menge des zur Verteidigung verwendeten Sekretes im Vergleich zur Körpergröße ganz besonders gefährdet. Diese Art verspritzt bei einmaliger Verteidigung Sekretmengen, die mehrere Individuen der eigenen Art töten könnten, wenn sie in die Stigmen gelangen würden. Die biologische Bedeutung dieser „Pilzchen" wird durch die Tatsache unterstrichen, daß Gattungen, deren Thorakaldrüsen rudimentär sind (*Stictopleurus* Stal., *Myrmus* H., *Chorosoma* Curt.) keine derartigen Cuticulastrukturen besitzen. Reduzierte „Pilzchen"-Areale findet man auch bei den Arten, die wohlentwickelte Drüsen besitzen, sie aber nicht zur Verteidigung verwenden, wie z. B. *Eurydema* Lap. (*Pentatomidae* — Abb. 25 b).

Innerhalb einer Familie können also sowohl Arten mit ausgebildeten wie mit rudimentären „Pilzchen"-Arealen auftreten. Das beweist, daß Ausbildung und Form dieser Areale nicht von der systematischen Stellung, sondern von der Funktion der Duftdrüse abhängig ist.

b) Die Cuticulastruktur der Larven. Nur bei den großen Pentatomiden-Larven konnten Strukturen gefunden werden, die der „Pilzchen"-

Struktur der Imagines homolog sind. Wie Abb. 26 zeigt, befindet sich links und rechts am Austrittsporus einer Drüse ein schmaler, in sich nach medial-cranial gewundener Bereich, der durch mattes Aussehen auffällt. Mikroskopische Untersuchungen haben gezeigt, daß sich hier an Stelle von „Pilzchen" schlanke Zähnchen befinden, die den Stielen der „Pilzchen" entsprechen. Niemals konnten Schirmchen festgestellt werden; die Spitze eines solchen Zahnes ist höchstens zackig oder kolbig verdickt. Diese Zähne erheben sich an den Knotenpunkten von rechteckig angeordneten Versteifungsrippen, ähnlich wie die „Pilzchen" der Coreiden und nehmen bei den Larven viel weniger Fläche ein als die höher differenzierte Struktur der Imagines.

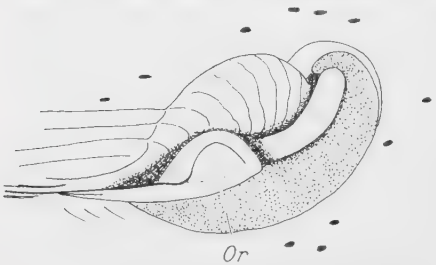

Abb. 26. Der Bereich der Cuticulastruktur bei der Larve von *Palomena prasina* (L.) im fünften Stadium. Dargestellt ist der Bereich eines rechten Porus (*Or*). Das gepünktelte Feld ist mit der larvalen Cuticulastruktur bedeckt

Eine Schutzfunktion der larvalen Strukturen konnte bis jetzt nicht nachgewiesen werden. Eine solche erweist sich auch nicht als notwendig, da unterschiedliche morphologische Verhältnisse vorliegen: Dadurch, daß sich das Larvenorificium in der Mediane eines Tergites, die Stigmen sich aber auf der Unterseite des dazugehörigen Sternites befinden, nehmen sie den Ort auf der Oberfläche des Tieres ein, der am weitesten vom jeweiligen Stigma entfernt ist. Außerdem verhindert die scharfe Kante an der Grenze der Tergite und Sternite das Übertreten von Sekret auf die Unterseite. Dazu kommt noch die dorsoventral abgeflachte Körperform der meisten Wanzenlarven, die den Abstand zwischen Orificium und Stigma noch vergrößert. Bei den Larven ist deshalb die Gefahr des Eindringens von Sekret in die Stigmen weit geringer als bei den Imagines, bei denen sich die Stigmen in nächster Nähe des Orificium befinden.

c) Die Physiologie der Cuticulastruktur. Trägt man einen Tropfen Wanzensekret auf einer beliebigen Insektencuticula auf, so verteilt sich der Tropfen als dünner Film über die Cuticula. Wie oben schon angedeutet wurde, verhindern die „Pilzchen" diesen Effekt. Wir müssen nun nach der physikalischen Grundlage dieser Erscheinung fragen.

Die Oberflächenvergrößerung. Um spätere Überlegungen verständlich zu machen, seien zunächst einige Erläuterungen vorausgeschickt: Moleküle im Inneren einer Flüssigkeit werden den sich gegenseitig kompensierenden Anziehungskräften anderer Moleküle von allen Seiten her ausgesetzt sein. Befindet sich aber ein Molekül an der Flüssigkeitsoberfläche, so fallen auf der Seite der Flüssigkeitsoberfläche die Anziehungskräfte auf das Molekül weg. Damit wird auf das Molekül eine Kraft ausgeübt, die nach dem Inneren der Flüssigkeit gerichtet ist und die

versucht, die Flüssigkeitsoberfläche so weit als möglich zu verkleinern. Soll die Oberfläche eines Tropfens vergrößert werden, so muß daher eine entsprechende Energie aufgewandt werden, um die Kohäsionskräfte zu überwinden. Die Energie, die benötigt wird, um 1 cm² neuer Oberfläche zu schaffen, wird durch die Oberflächenspannung $\frac{\text{dyn}}{\text{cm}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^2}$ zahlenmäßig ausgedrückt.

Bringt man einen Tropfen auf die benetzbare Oberfläche eines Festkörpers, so beginnen sich zwischen den Molekülen der Oberfläche des Tropfens und der des festen Körpers Adhäsionskräfte auszuwirken. Als Modell des Tropfens wurde der einfacheren Berechnung halber ein Zylinder ausgewählt. Die Abweichungen des Zylinders von der wahren Tropfenform sind nur dann zu vernachlässigen, wenn $r \gg h$ (s. Abb. 27a).

Wenn V das Volumen, O die Oberfläche des Tropfens bezeichnen, gilt:

$$V = h \cdot r^2 \pi$$
$$O = 2 r^2 \pi + 2 r \pi h.$$

Wenn sich durch Ausdehnung des Tropfens auf der Oberfläche des Festkörpers die benetzte Oberfläche vergrößert, wächst gleichzeitig auch die gesamte Oberfläche des Tropfens. Bei der Ausbreitung des Tropfens gilt: $V = V_0 = \text{konstant}$. Damit wird die Höhe h eine Funktion des Radius: $h = h(r)$

$$h = \frac{V_0}{r^2 \pi}$$

$$O = 2 \pi r^2 + 2 \frac{V_0}{r}$$

Die benetzende Fläche ist $F = \pi r^2$.

Wir drücken O durch F aus:

$$O = 2 F + 2 \sqrt{\pi} V_0 \frac{1}{\sqrt{F}} = 2 F + 2 \sqrt{\pi} V_0 \cdot F^{-\frac{1}{2}}.$$

Bei Vergrößerung der benetzten Fläche wird durch das Wirken der Adhäsionskräfte Energie frei. Der Gleichgewichtszustand ist dann erreicht, wenn zu einer weiteren Vergrößerung der Oberfläche genau soviel Energie aufgewandt werden muß, als bei der dadurch vergrößerten Benetzungsfläche gewonnen wird. Da die Oberfläche eines Tropfens in höherem Maße zunimmt als die benetzende Fläche des Tropfens, kann er eine bestimmte Größe nicht überschreiten. Für das Verhältnis Oberflächenvergrößerung/Vergrößerung der benetzten Fläche ergibt sich bei kleiner Änderung:

$$\frac{dO}{dF} = 2 - \sqrt{\pi} V_0 \frac{1}{\sqrt{F^3}} \tag{1}$$

Für $F \to \infty$ (praktisch: großes F) ergibt sich $\frac{dO}{dF} \to 2$. Für unsere Betrachtung ist nur $\frac{dO}{dF}$ — positiv sinnvoll, was für ein großes F sicher zu erreichen ist. Wenn die Oberfläche in gleichem Verhältnis wachsen würde wie die benetzte Fläche, so müßte $\frac{dO}{dF} = \text{konst.}$ sein. Da nach Formel (1) von 2 mit wachsendem F ständig weniger abgezogen wird, ergibt sich das in der graphischen Skizze (Abb. 27b) dargestellte Aussehen der Kurve $\frac{dO}{dF}(F)$. Das Verhältnis der Gesamtoberflächenvergrößerung zur Vergrößerung der Benetzungsfläche nimmt also mit wachsender Benetzungsfläche zu.

Weiterhin ist bekannt, daß die Größe der benetzten Fläche nach Einstellung des Gleichgewichtes von den Eigenschaften der verwendeten Flüssigkeit und der Wechselwirkung zwischen Flüssigkeit und benetzter Unterlage abhängt. Gleiche Tropfen benetzen auf gleichen Unterlagen gleiche Flächen.

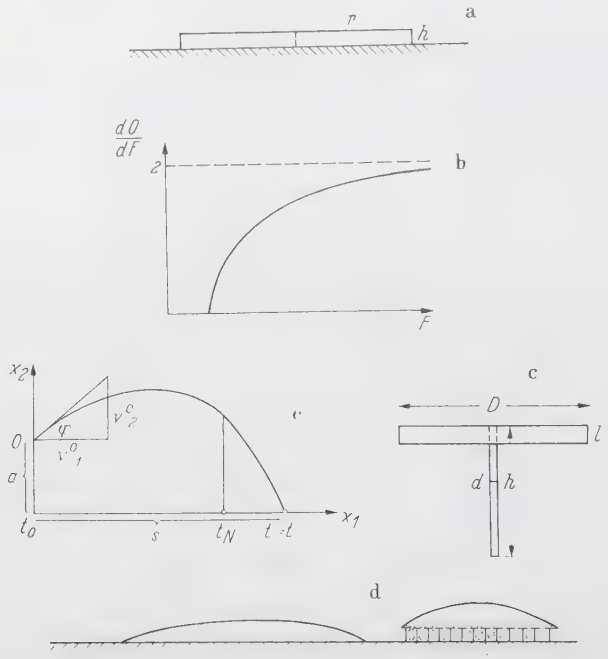

Abb. 27. a Modell eines Tropfens (s. S. 677); r Radius; h Höhe. b Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Benetzungsfläche (F) eines Tropfens vom Verhältnis Oberflächenvergrößerung (dO)/Vergrößerung der benetzten Fläche (dF) (s. S. 677). c Schema eines „Pilzchens" (s. S. 678), D Durchmesser des Schirmes; d Durchmesser des Stieles; h Höhe des „Pilzchens"; l Höhe des Schirmrandes. d Oberflächenvergrößerung durch die Cuticularstruktur. Links liegt der Tropfen auf einer glatten Fläche, rechts auf einer Fläche mit Cuticularstruktur. Die Oberfläche wird dadurch vergrößert, was die Folge hat, daß sich der Tropfen nicht so weit ausbreitet (s. S. 679). e Graphische Darstellung eines Spritzaktes (s. S. 685). a Abstand des Orificium von der Unterlage; O Austrittspunkt des Sekretes aus dem Körper (Orificium); $\bar{t}$ Punkt, wo der Spritzer die Unterlage trifft; t_N willkürlich gewählter Punkt auf der Bahn des Sekretes; s Spritzweite (von t_0 bis $\bar{t}$) v_1^0, v_2^0 Koordinaten des Geschwindigkeitsvektors v_i^0; φ = Winkel, der von der Achse des chitinösen Ausführkanals und der Horizontale gebildet wird

Die „Pilzchen"-Struktur schafft nun eine Oberflächenvergrößerung, die sich aus den auf S. 673 angeführten Maßen der „Pilzchen" berechnen läßt (Abb. 27 c).

Gegeben: $D = 0{,}0092$ mm; $h = 0{,}0061$ mm; $l = {}^1/_{10}\ D$; $d = {}^1/_{15}\ D$. (Erklärung der Abkürzungen Abb. 27 c).

$$\text{Oberfläche}_{\text{Pilz}} = (d \cdot h + 2\ \frac{D^2}{4}\ + 2\ Dl) \cdot \pi.$$

Daraus berechnet sich die Oberfläche eines „Pilzchens" auf 0,000303 mm². Die 10000 „Pilzchen", die sich auf 1 mm² Cuticula befinden, besitzen demnach zusammen die Oberfläche von 3,03 mm². Somit ist die wahre Oberfläche eines 1 mm² großen Cuticulastückes, das mit „Pilzchen" besetzt ist, 4,03 mm², also viermal so groß wie die Fläche des Grundrisses, wenn man die zusätzliche Oberfläche der Versteifungsrippen nicht berücksichtigt. Jetzt wird verständlich, daß ein Tropfen auf einer Cuticula mit „Pilzchen" scheinbar eine kleinere Fläche bedeckt als auf glatter Cuticula (Abbildung. 27 d): Dies ist der Oberflächenvergrößerung durch die „Pilzchen" zuzuschreiben.

Die Viskosität der Flüssigkeit. Neben der Oberflächenvergrößerung ist auch die Viskosität der Flüssigkeit von Bedeutung. Um ihre Auswirkung festzustellen, wurden folgende Versuche angestellt: Es wurden mit Glycerin und Wasser sowie Paraffinöl und Xylol Gemische nach der in Tabelle 5 angegebenen Zusammensetzung hergestellt und ihre Ausbreitungsfähigkeit auf der „Pilzchen"-Cuticula geprüft.

Tabelle 5. *Ausbreitung von Gemischen verschiedener Viskosität von Glycerin-Wasser und Paraffinöl-Xylol auf Wanzencuticula mit „Pilzchen"-Struktur*

Es bedeutet:
— = Flüssigkeit breitet sich nicht aus;
+ = Flüssigkeit breitet sich sofort aus.
Temp.: 21° C.

Glycerin-Wasser Vol.-%		Reaktion	Paraffinöl-Xylol Vol.-%		Reaktion
100	0	—	100	0	—
90	10	—	90	10	—
80	20	—	80	20	—
70	30	—	70	30	—
60	40	—	60	40	—
50	50	—	50	50	—
40	60	—	40	60	—
30	70	—	30	70	—
20	80	+	20	80	+
10	90	+	10	90	+
0	100	+	0	100	+

Niedrigviskose Flüssigkeiten lipophoben oder lipophilen Charakters breiten sich blitzartig zwischen den „Pilzchen" aus. Hochviskose Flüssigkeiten werden dagegen trotz großer Affinität zur Unterlage (Paraffinöl) an einem Ausbreiten gehindert. Auf Grund ihrer höheren inneren Reibung setzt eine hochviskose Flüssigkeit einer Verformung durch die Cuticulastruktur einen größeren Widerstand entgegen als eine niedrigviskose Flüssigkeit. Es kommt somit bald zum Stillstand der hochviskösen Flüssigkeit.

Wanzensekret ist auf Grund seiner Zusammensetzung (Aldehyde von C_6—C_{10}, Tridekan) viskoser als Xylol oder Wasser und fällt noch in die Reihe der Verdünnungsstufen, die sich auf den „Pilzchen"-Arealen nicht ausbreiten. Wir haben also in der Oberflächenstruktur der Wanzen eine Vorrichtung vor uns, die das Ausbreiten von eigenem Sekret auf der Cuticula in Orificiumnähe verhindert und das Tier dadurch vor Schädigungen schützt.

V. Die Bedeutung des Stinkdrüsensekretes der Wanzen als Schreckstoff

Bisher wurde nur über die Giftwirkung des Wanzensekretes und die Schutzvorrichtungen der Wanzen gegen ihr eigenes Sekret berichtet. Da man aus der Insektenbiologie weiß, welche wichtigen biologischen Funktionen Duftsignale haben, ist es naheliegend zu fragen, ob den leichtflüchtigen Aldehyden, die den penetranten Duft des Sekretes bewirken, neben der Toxizität nicht eine besondere biologische Funktion zukommt. Man könnte eine anlockende Wirkung, wie bei den Sexuallockstoffen, oder eine abschreckende Wirkung vermuten. Ob der Wanzenduft für das Sexualleben eine Bedeutung hat, konnte nicht geklärt werden, jedoch ließ sich eindeutig eine Schreckwirkung gegenüber Angreifern nachweisen.

„Repellents" oder Schreckstoffe besitzen nach der Definition DETHIERS (1947, 1956) die Eigenschaft, Tiere zum Meiden des Ortes zu veranlassen, an dem sich der Schreckstoff befindet. Nach DETHIER haben chemisch wirksame „Repellents" im Insektenreich vornehmlich die Aufgabe, die Insekten vor ihren Feinden zu schützen. In Anbetracht der starken Giftwirkung des Wanzensekretes mußte diese Frage genauer untersucht werden. Als Hauptfeinde der Wanzen kommen Ameisen in Betracht. Sie sind überall (vor allem in den Tropen) in großer Anzahl anzutreffen und zählen zu den agressivsten und räuberischsten Arthropoden. Als Feinde von Bodenwanzen sind in unseren Breiten nur noch räuberische Käfer, vor allem Carabiden, von Bedeutung. Ameisen und Laufkäfer wurden daher an erster Stelle zu den Versuchen herangezogen.

Die Versuchsanordnung. Vor dem Eingang eines Ameisennestes wurden die Ameisen mit Honigwasser oder Fleisch solange angefüttert, bis die Anzahl der Tiere am Futterplatz konstant blieb. Dabei war zu berücksichtigen, daß dies nur bei konstanter Sonneneinstrahlung und Temperatur eintrat. Man beginnt deshalb am besten mit den Versuchen am frühen Nachmittag. Außerdem muß das Nest groß genug sein, damit die Nahrungsvorräte nicht in kurzer Zeit gedeckt sind.

Die Anzahl der am Futterplatz anwesenden Tiere wurde ausgezählt, um den Kontrollwert zu erhalten; 5 min lang wurden die in jeder einzelnen Minute erhaltenen Werte protokolliert. Es erfolgte nur die Zählung derjenigen Tiere, die das Futtergefäß berührten. Dann wurde ein mit Wanzensekret getränktes Filterpapierstückchen im Zentrum des Futtergefäßes befestigt, etwas gewartet, bis sich die Ameisen beruhigt hatten und wieder 5 min lang die Frequenz in jeder einzelnen Minute protokolliert. Es erwies sich als günstig, an jeden Versuch eine Kontrollzählung anzuschließen. Zur Kontrolle wurden meist noch Versuche durchgeführt, in denen an Stelle von Wanzensekret andere duftende Substanzen, wie synthetische Aldehyde oder Lavendelöl verwendet wurden.

Es sei eine Versuchsserie dem Protokoll entnommen:

5. August 1961. Wolkenloser Himmel, windstill, 30° C im Schatten.

1. Versuche mit Sekret von Carpocoris purpureipennis (DE G.). Die Zahlen geben die Anzahl der am Futtergefäß erscheinenden Tiere an. Versuchstier: *Plagiolepis pygmaea* LATR.

	Zählungen in der				
	1. min	2. min	3. min	4. min	5. min
Leerversuch 12^{05} bis 12^{10} Uhr	12	15	17	18	24
Versuch mit *Carpocoris*sekret (2 Tropfen) 12^{12} bis 12^{16}Uhr	0	0	0	4	6
leer 12^{17} bis 12^{22} Uhr . . .	14	13	13	14	12
Carp. 12^{23} bis 12^{28} Uhr . . .	2	2	3	3	3
leer 12^{29} bis 12^{34} Uhr . . .	16	16	18	4	13
Carp. 12^{35} bis 12^{40} Uhr . . .	0	1	0	0	1
leer 12^{41} bis 12^{46} Uhr . . .	7	12	19	24	28
Carp. 12^{47} bis 12^{52} Uhr . . .	4	5	3	4	4
leer 12^{53} bis 12^{58} Uhr . . .	11	19	23	23	20
Carp. 12^{59} bis 13^{04} Uhr . . .	1	0	0	1	2
leer 13^{04} bis 13^{09} Uhr . . .	10	13	14	23	16

Daraus ergibt sich für die Kontrollversuche eine Summe von 395 Besuchen. Nach der Zugabe von Wanzensekret vermindern sich die Besuche auf 50, das sind 12,5% des Normalwertes.

2. Versuche mit Sekret von Adelphocoris seticornis (F.). Versuchstier: *Plagiolepis pygmaea* Latr.

	Zählungen in der				
	1. min	2. min	3. min	4. min	5. min
leer 13^{12} bis 13^{17} Uhr . .	22	21	18	23	33
*Adelphocoris*sekret 13^{09} bis 13^{24} Uhr . .	6	24	33	30	37
leer 13^{26} bis 13^{31} Uhr . .	15	12	21	20	23
Adelph. 13^{32} bis 13^{37} Uhr . .	7	14	17	16	23
leer 13^{39} bis 13^{44} Uhr . .	25	15	25	23	23
Adelph. 13^{46} bis 13^{51} Uhr . .	5	14	14	17	17
leer 13^{52} bis 13^{57} Uhr . .	27	30	30	23	25
Adelph. 13^{59} bis 14^{04} Uhr . .	6	18	16	21	30
leer 14^{05} bis 14^{10}-Uhr . .	25	28	27	24	27
Adelph. 14^{12} bis 14^{17} Uhr . .	5	12	18	23	30

Nach Zugabe von Wanzensekret haben sich die Besuche auf 77,5% des Normalwertes (584) verringert, in der ersten Minute ist die Wirkung am stärksten. Die Besuche sind hier auf 25,5% des Normalwertes gesunken.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Versuchen mit *Plagiolepis pygmaea* Latr. und Sekret von *Coptosoma scutellatum* (G.). Die Summe der Werte, die sich aus den Versuchen mit Sekret ergaben (136), stellen 27,5% der Kontrollversuchswerte (494) dar.

Damit ist gezeigt, daß nach dem Bieten von *Carpocoris-* und *Coptosoma*sekret pro Minute wesentlich weniger Tiere am Futterplatz erscheinen; dies kann nur auf die „Repellent"-Wirkung des Wanzensekretes zurückgeführt werden. Jetzt erscheint auch das Abwehrverhalten der Arten, die Sekret tropfenweise aus dem Orificium

Tabelle 6. *Zusammenhang zwischen Nahrungserwerb und der Wirkung von Wanzensekret bei den untersuchten Ameisenarten*

Ameisenart	Nahrung der Ameise	Wirkung des Sekretes
Myrmicinae*		
Myrmica sulcinodis NYL.	Pflanzenläuse, andere kleine Insekten und Nektar	*Dolycoris*-sekret: stark abschreckend; häufig Fluchtläufe
Myrmica schencki EMERY	wie *M. sulcinodis*	*Carpocoris*-sekret: stark abschreckend, Annäherung an das Filtrierpapier 2 cm. Lavendelöl hat trotz intensiveren Duftes eine geringere Wirkung
Tetramorium caespitum (L.)	zoophag	*Carpocoris*- und *Coptosoma*-sekret: stark abschreckend; häufig Fluchtläufe
Dolichoderinae		
Tapinoma erraticum (L.)	zoophag	*Carpocoris*-sekret: stark abschreckend; häufig Fluchtläufe. Eine stärkere Lavendelkonzentration zeigt nur schwache Wirkung
Formicinae		
Plagiolepis pygmaea LATR. (Abb. 27)	wahrscheinlich Exkremente von Wurzelläusen	*Coptosoma*-, *Carpocoris*- und *Eurygaster*-sekret: stark abschreckend; häufig Fluchtläufe. Starke Lavendelkonzentrationen haben geringe Wirkung. Die Wirkung von *Adelphocoris*-sekret ist nur kurzfristig (s. Protokoll)
Camponotus lateralis OL.	wahrscheinlich von Exkrementen der Wurzelläuse	*Carpocoris*-sekret: schwach abschreckend
Lasius alienus FÖRST. (Abb. 27)	kleine Insekten und Blattlausexkremente	*Carpocoris*-sekret: abschreckend, die Wirkung von konzentriertem Lavendel ist schwächer
Lasius emarginatus LATR.	am Fundort ausschließlich Blattlauskolonien besuchend	*Carpocoris*-sekret: fast nicht abschreckend; anfänglich Unruhe, später keine Beachtung des Sekretes
Lasius affinis SCHENK.	Ausscheidungen der Wurzelläuse	*Carpocoris*-sekret: nicht besonders stark abschreckend; Beruhigung tritt bald ein
Formica sanguinea LATR.	Räuber	*Carpocoris*-sekret: starke abschreckende Wirkung, häufige Schreckläufe
Formica cinerea MAYR	Räuber	*Coptosoma*-sekret: deutlich abschreckend; Miridensekrete haben eine schwache Wirkung

* Für die Bestimmung der Ameisen bin ich Herrn Dr. R. LANGE (Forstzool. Inst., Freiburg i. Br.) zu Dank verpflichtet.

austreten lassen (S. 652), sinnvoll. Die abschreckende Wirkung des verdunstenden Sekretes hält nämlich Angreifer fern.

Es interessiert nun die Frage, ob die Wirkung allgemein abschreckend ist, oder ob sie vielleicht spezifisch auf die *Formicinae* der Wanzen beschränkt ist. Darüber geben Tabelle 6 und Abb. 28 Auskunft.

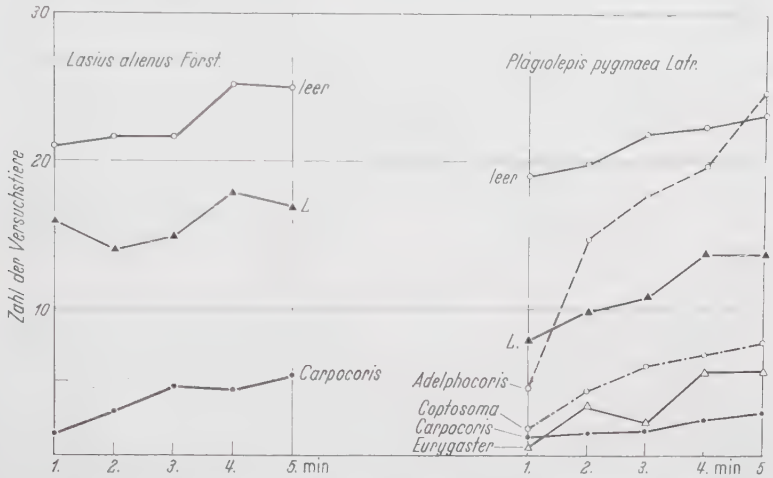

Abb. 28. Graphische Darstellung der Versuche, durch die die Schreckwirkung der Wanzensekrete auf *Lasius alienus* Först. und *Plagiolepis pygmaea* Latr. untersucht wurde. Die Ordinate gibt die Zahl der Tiere an, die Abszisse die Zeit des Versuches in Minuten. Es bedeutet: Adelphocoris = Zahl der Tiere am Futterplatz nach Zugabe von einem zerquetschten Reservoir von *Adelphocoris lineolatus* Gz.; Carpocoris = Zahl der Tiere am Futterplatz nach Zugabe von drei Tropfen *Carpocoris*-sekret; Coptosoma = Zahl der Tiere am Futterplatz nach Zugabe von zwei Tropfen *Coptosoma-sekret*; Eurygaster = Zahl der Tiere am Futterplatz nach Zugabe von zwei Tropfen Sekret von *Eurygaster testudinaria* Geoffr.; leer = Zahl der Tiere am Futterplatz ohne Zugabe von Wanzensekret. L. = Zahl der Tiere am Futterplatz nach Zugabe von einem Tropfen Lavendelöl. Die Minutenwerte wurden bei *Lasius alienus* Först. aus 16, bei *Plagiolepis pygmaea* Latr. aus 51 Versuchen gemittelt. Auffallend ist die schwache Wirkung des *Adelphocoris*-sekretes. Es verdunstet sehr schnell, so daß ab der zweiten Versuchsminute die Konzentration zu gering ist, um eine deutliche Wirkung hervorzurufen

Tetramorium, *Tapinoma* und die *Formica*-arten sind Räuber, ebenso — allerdings in wesentlich geringerem Maße — *Myrmica* und *Lasius alienus* Först. und zeigen starke Schreckreaktionen gegen Wanzensekret. Dagegen reagieren *Lasius emarginatus* Latr., *L. affinis* Schenk und — nicht so deutlich *Camponotus lateralis* Ol. — kaum auf Wanzensekret. Offensichtlich besteht also ein Zusammenhang zwischen Nahrungswahl und „Repellent"-Wirkung. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß bei den carnivoren Arten die Schreckreaktion erblich fixiert ist. Allerdings gibt es eine Ausnahme: *Plagiolepis pygmaea* Latr., die sich ausschließlich von Pflanzenlausexkrementen ernähren soll, reagiert sehr stark auf *Corpocoris*-sekret (vgl. S. 681).

Die Schreckwirkung auf andere Insekten. Um zu prüfen, ob die „Repellent"-Wirkung auf Formicinen beschränkt ist, wurden Laufkäfer

der Gattung *Amara* einem ähnlichen Test unterzogen. Die Laufkäfer wurden in eine Petrischale gesetzt, wo sie durch Drehen der Schale gezwungen wurden, phototaktisch am Rande in konstanter Richtung entlangzulaufen. Im Versuch wurde ein mit *Carpocoris*-sekret getränktes Filterpapierstückchen in die Laufbahn eingelegt. Im Leerversuch lief der Käfer 30mal über das nicht duftende Filtrierpapierstückchen hinweg. Gab man jedoch einen Tropfen *Carpocoris*-sekret auf das Filterpapier, so machte er kurz vor dem Filterpapier 17mal deutliche Abweichungen aus der Laufrichtung und lief nur zweimal über das Filterpapier. Der Versuch wurde mit *Dolycoris*-sekret wiederholt mit dem Ergebnis, daß der Käfer 48mal von der ursprünglichen Laufrichtung abwich, 22mal keine Abweichungen machte. Das kann als Beweis dafür angesehen werden, daß Wanzensekret auch gegen andere Insekten, wie hier *Amara*, eine deutliche „Repellent"Wirkung entfaltet.

Die Ergebnisse der mit den Formiciden angestellten Versuche haben ein Problem aufgeworfen, dem wir uns jetzt zuwenden müssen. Auf Grund der Versuche läßt sich sagen, daß Wanzensekret nur in hoher Duftkonzentration auf die Ameisen eine abschreckende Wirkung ausübt. Damit verliert die Annahme, Wanzen würden sich dauernd in eine Sekretwolke einhüllen, die zu jeder Zeit Angreifer fernhält, an Wahrscheinlichkeit. Auch verliefen Versuche negativ, die über dieses Problem angestellt wurden: Lebende *Carpocoris* wurden in vergitterte Röhrchen in nächster Nähe eines Nesteingangs von *Plagiolepis pygmaea* LATR. abgesetzt. Niemals konnte beobachtet werden, daß das Gitterröhrchen von den Ameisen gemieden wurde.

Um zu sehen, welche Rolle die Schreckwirkung durch Sekret in der Verteidigung der Wanzen spielt, müssen wir noch die anderen Feinde erwähnen.

Als Hauptfeinde kommen nach KULLENBERG (1944) und WEBER (1930) hauptsächlich Vögel, Reptilien, andere Insekten und Arachniden in Betracht. EISNER (1960) konnte feststellen, daß große Coreiden (*Thasus acutangulus* STAL.) auf den Angriff eines Hähers hin Sekret ausspritzten. Auch nach meinen Beobachtungen zielen große Pentatomidenlarven *(Palomena)* bei Annäherung eines Schattens (Tuch, Hand) sogleich danach, eine Sekretabgabe findet jedoch nicht statt. Wanzen werden zweifellos von bestimmten Reptilien verschmäht. Perl- und Zauneidechsen [*Lacerta lepida* DAUD. und *agilis* (L.)] spucken ergriffene Pentatomiden nach Zerbeißen sofort wieder aus.

Besondere Bedeutung dürften die Arthropoden als Feinde erlangen, da sie ihrer großen Individuenzahl wegen am meisten mit Hemipteren in Berührung kommen. Hymenopteren (Chalcididen, Ichneumoniden, Braconiden usw.) und Dipteren (Tachinen, Sarcophagiden) können Wanzen

als Endoparasiten befallen. Spheciden *(Astata, Dinetus)* und Asiliden überfallen Wanzen und tragen sie ein. Es bestehen keine Beobachtungen darüber, ob und wie sich die Wanzen gegen diese Feinde verteidigen. Als weitere Feinde kommen noch Hemipteren (Nabiden, Reduviiden) und Spinnen in Betracht. Das Verhältnis zwischen Wanzen und Spinnen *(Xysticus, Segestia, Agelena)* hat KULLENBERG (1944) am Beispiel der Miriden genauer untersucht. Er fand auf Grund seiner Untersuchungen, daß infolge der Stinkfähigkeit oder eines schlechten Geschmackes eine Abneigung der Spinnen gegen Wanzen besteht. Die „Repellent"-Wirkung des Wanzensekretes ist also gegen die Mehrzahl der Feinde wirksam. Sie stellt zusammen mit der Giftwirkung des Sekrets einen soliden Schutz für die Tiere dar.

E. Anhang: Berechnung des dem Spritzakt zugrunde liegenden Druckes[1]

Im folgenden wird versucht, den Druck zu berechnen, der bei der Imago von *Dolycoris baccarum* (L.) notwendig ist, um das Sekret auf weite Entfernung (etwa 20 cm) auszuspritzen. Es wurde hierzu zweimal ein Spritzakt vermessen. Eine solche Berechnung ist aus zweierlei Gründen wichtig. Erstens liefert die Bestimmung des Druckes allein eine Vorstellung der beim Spritzakt aufgewandten Muskelleistung und zweitens ist dies meines Wissens der erste Versuch der Druckberechnung beim Spritzmechanismus eines Insektes.

Zur Bestimmung des Druckes ist es zunächst nötig, die Strömungsgeschwindigkeit (v) im Orificium zu berechnen. Dazu wurden folgende Überlegungen angestellt: Die Bahn des gespritzten Sekretes wurde in ein Koordinatensystem gelegt:

$$x_i^0 = x_i\,(t = 0) = (0;\ a)$$

$$v_i^0 = v_i\,(t = 0) = (v_1^0; v_2^0)$$

(vgl. Abb. 27 e).

Es ergibt sich:

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{v_2^0}{v_1^0}\,.$$

x_i^0 ist der Ortsvektor am Punkte o, dem Austrittspunkt der Flüssigkeit.
v_i^0 ist der Geschwindigkeitsvektor am selben Punkt.
φ ist der Winkel, der von der Achse des chitinösen Ausführkanales und der Horizontale gebildet wird.

Für die Bewegung einer Masse gilt: $K_i = m \cdot b_i = m \cdot \dot{v}_i = m \cdot \ddot{x}_i$

$\ddot{x}_i = \dot{v}_i = b_i = \frac{d^2 x_i}{dt^2} = \frac{dv_i}{dt}$; da $v_i = \frac{dx_i}{dt}$; $b_i = \frac{dv_i}{dt}$.

[1] Herrn stud. phys. D. MAYER sei an dieser Stelle für die Formulierung einiger im Rahmen der Arbeit auftretender physikalischer Probleme herzlich gedankt.

Die Geschwindigkeitsdifferenz zwischen dem Zeitpunkt t_2 und t_1 ergibt die *Geschwindigkeitsänderung:*

$$\frac{\Delta v_i}{\Delta t} = \frac{v_i(t_2) - v_i(t_1)}{t_2 - t_1}.$$

Denkt man sich die beschleunigende Bewegung in einzelne, kleine Zeitintervalle zerlegt, so ergibt sich die Geschwindigkeitsänderung Δv_i in jedem Zeitintervall Δt aus dem Produkt der Beschleunigung mit der Länge des Zeitintervalles Δt:

$$\Delta v_i = \frac{dv_i}{dt} \Delta t = b_i \cdot \Delta t.$$

Die Geschwindigkeitsänderung über ein größeres Zeitintervall $t_N - t_0$ bekommt man durch Summation dieser Geschwindigkeitsänderungen. In der Grenze $\Delta t \to 0$ geht die Summe in ein Integral über:

$$\sum \frac{\Delta v_i}{\Delta t} \cdot \Delta t = \sum b_i \, \Delta t \to \int_{t=t_0}^{t_N} \frac{dv_i}{dt} \, dt = \int_{t_0}^{t_N} b_i \cdot dt.$$

Dieses Integral gibt also die Geschwindigkeitsänderung zwischen den Punkten t_0 und t_N. Will man die Geschwindigkeit in t_N selbst bestimmen, so muß man zur Geschwindigkeitsänderung $\int_0^{t_N} b_i \cdot dt$ noch die Geschwindigkeit im Punkte t_0 addieren:

Es ergibt sich somit:

$$v_i(t) = \int_0^t b_i(t') \, dt' + v_i(0) \tag{I}$$

$$x_i(t) = \int_0^t v_i(t') \, dt + x_i(0) \tag{II}$$

I in II:

$$x_i(t) = \int_0^t \left[\int_0^{t''} b_i(t') \, dt' + v_i(0) \right] dt'' + x_i(0).$$

Für unseren Fall gilt:

$$b_i = -g_i = \text{const.}, \text{ also}$$

$$v_i(t) = \int_0^t -g_i \, dt + v_i(0)$$

$$v_i(t) = -g_i \cdot t + v_i(0)$$

$$x_i(t) = -g_i \frac{t^2}{2} + v_i(0) \cdot t + x_i(0). \tag{III}$$

In unserem Fall ist gegeben:

$$g_i = \{0;\ g\}$$

$$v_i^0 = v_i(0) = \{v_1^0;\ v_2^0\}$$

$$x_i^0 = x_i(0) = \{0;\ x_2^0 = a\};\ \frac{v_2^0}{v_1^0} = \operatorname{tg} \varphi.$$

III nimmt in unserem Falle folgende Werte an:

1. $v_1(t) = v_1(0)$; $x_1(t) = v_1(0) \cdot t$.

In x_1-Richtung verläuft die Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit.

2. $v_2(t) = -g \cdot t + v_2^0$

$$x_2(t) = -g\frac{t^2}{2} + v_2^0 \cdot t + x_2^0.$$

Am Schnittpunkt der Bahnkurve mit der x_1-Achse gilt die Bedingung:

$x_2 = 0$; $t = \bar{t}$

$$0 = -g\frac{\bar{t}^2}{2} + v_2^0 \cdot \bar{t} + x_2^0 \qquad \bar{t} = \frac{1}{g}\left(v_2^0 + \sqrt{v_2^{0\,2} + 2g\,\mathring{x}_2}\right)$$

$$s = x_1(\bar{t}) = v_1^0\,\bar{t} = v_1^0\frac{1}{g}\left(v_2^0 + \sqrt{v_2^{0\,2} + 2g\,\mathring{x}_2}\right)$$

$$\frac{v_2^0}{v_1^0} = \operatorname{tg}\varphi$$

$$v_2^0 = \operatorname{tg}\varphi \cdot v_1^0.$$

Über einige Umformungen:

$$\mathring{v}_1 = \frac{\sqrt{g \cdot s}}{\sqrt{2\,\mathring{x}_2 + 2 \cdot s \cdot \operatorname{tg}\varphi}}$$

$$\mathring{v}_2 = \frac{\sqrt{g \cdot s \cdot \operatorname{tg}\varphi}}{\sqrt{2\,\mathring{x}_2 + 2s \cdot \operatorname{tg}\varphi}}$$

$$(v^0)^2 = (v_1^0)^2 + (v_2^0)^2$$

Strömungsgeschwindigkeit im Punkte $x^0 =$

$$v_0 = \frac{\sqrt{g \cdot s}\sqrt{(1 + \operatorname{tg}^2\varphi)}}{\sqrt{2\,x_2^0 + 2\operatorname{tg}\varphi \cdot s}}.$$

Somit kann die Geschwindigkeit des austretenden Sekretes am Orificium externum berechnet werden.

1. Spritzer. Die Vermessung dieser Spritzers ergab folgende Daten:

Mittlerer Abstand des Sekrettropfens vom Tier $= s_m = 13{,}9$ [cm],

maximaler Abstand $= S_{\max} = 21{,}5$ [cm],

minimaler Abstand $= s_{\min} = 11{,}0$ [cm].

Abstand des Orificium von der Unterlage $= x_2^0 = 0{,}07$ [cm] $= a$.

Winkel, der von der Achse des chitinösen Ausführkanales und der Horizontalen gebildet wird $= \varphi = 10^0$; $\operatorname{tg} \varphi = 0{,}176$.

$$g = 981 \frac{\text{cm}}{\text{sec}^2} \; *$$

$$v_m^0 = 194 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

$$v_{\max}^0 = 244 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}]$$

$$v_{\min}^0 = 172 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}].$$

2. *Spritzer.* Der zweite vermessene Spritzer ergab folgende Daten:

$s_m = 10{,}3$ [cm]; $S_{\max} = 15{,}0$ [cm]; $s_{\min} = 7{,}3$ [cm]; $x_2^0 = 0{,}07$ [cm];

$\varphi = 10^0$; $\operatorname{tg} \varphi = 0{,}176$; $g = 981 \left| \frac{\text{cm}}{\text{sec}^2} \right|$

$v_m^0 = 166 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}]$

$v_{\max}^0 = 209 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}]$

$v_{\min}^0 = 140 \; [\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}]$.

Beim Ausspritzen eines kleinen Volumens V aus dem Reservoir ergibt sich:

$$\tfrac{1}{2} \varrho \, \Delta V \cdot v^2 = p \cdot \Delta V \; **$$

$$p = \tfrac{1}{2} \varrho \cdot v^2.$$

Da angenommen werden darf, daß die Dichte ϱ des *Dolycoris*-Sekretes in der Größenordnung des Oktanals liegt (es entspricht einer Komponente des Wanzensekretes, s. S. 657), kann ϱ Oktanal für Wanzensekret eingesetzt werden. Das ϱ Oktanal wurde mit 0,84 g/cm³ bestimmt.

Der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Werten von s und dem zeitlichen Ablauf des Spritzaktes konnte nicht hergestellt werden. Aus diesem Grunde wird hier der Mittelwert (p_m), der Maximalwert ($p_{\max}$) und der Minimalwert ($p_{\min}$) des Druckes angegeben, der bei einem Spritzer auf das Orificium ausgeübt wird.

Es gilt für Spritzer 1:

$p_m = 15\,800 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$; $p_{\max} = 24\,900 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$;

$p_{\min} = 12\,200 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$.

Es gilt für Spritzer 2:

$p_m = 11\,600 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$; $p_{\max} = 18\,180 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$;

$p_{\min} = 8250 \; [\text{dyn} \cdot \text{cm}^{-2}]$.

Bei einem 20 cm langen Spritzer wird also ein Maximaldruck von etwa 25000 dyn · cm⁻² auf das Orificium ausgeübt. Das ist vergleichsweise ein Druck von 25 p auf 1 cm².

* g = Erdbeschleunigung,

** p = Druck, der beim Spritzen auf das Orificium ausgeübt wird.

F. Diskussion

Die vorliegende Untersuchung hat erwiesen, daß die Duftdrüsen der imaginalen und larvalen Landwanzen vornehmlich zur Verteidigung dienen. Die Befunde von Henrici (1940), Carayon (1948) und Johansson (1957) widersprechen jedoch zunächst meinen Ergebnissen. Diese Autoren hatten bei den Männchen verschiedener Wanzenarten Sekretrohre gefunden, die als sekundäre Reservoire ausgebildet waren, während die Weibchen keine solche Besonderheiten zeigten. Dies gab den Anlaß zu der Vermutung, den Drüsen würde eine sexuelle Bedeutung zugrunde liegen. Ich habe Hinweise dafür, daß das Auftreten von sekundären Reservoiren nur ein Zeichen geringeren Sekretverbrauchs ist: Die Männchen der entsprechenden Arten sind nämlich kleiner und flinker als die größeren Weibchen und dürften deshalb von ihrer Waffe weniger Gebrauch machen. Die Untersuchung einer größeren Menge von *Lygaeus saxatilis* Scop., bei denen Männchen und Weibchen gleich groß sind, ergab auch einen gleichen Prozentsatz an sekundären Reservoiren bei Männchen und Weibchen.

Das Hauptinteresse in dieser Arbeit konzentrierte sich auf die Wirkungsweise des Sekretes. Schon 1904 hatte Conradi eine Schutzwirkung von Wanzensekret gegenüber anderen Insekten gefunden. Es stellte sich nun heraus, daß das Sekret als Kontaktgift wirksam ist. Über die Natur der Giftwirkung kann jedoch zunächst nur eine Hypothese aufgestellt werden: Da bei *Calliphora*-Larven nach Betupfen der Ventralseite eines Segmentes die Motorik und Ästhesie dieser und der caudal davon liegenden Segmente ausfällt, nehme ich an, daß das Sekret ein Nervengift ist. Es dürfte zuerst lokal auf das periphere Nervengeflecht wirken und dann eine progressive Paralyse des Zentralnervensystems hervorrufen, die durch Ausbreitung des Giftes entlang der lipoidreichen Nervenfasern oder durch humorale Konvektion durch die Hämolymphe bedingt sein könnte. Für diese Hypothese spricht auch, daß nach einer Behandlung der Abdominaltergite von *Notostira*-Larven (Hem. Het. Miridae) mit geringen Sekretdosen zuerst nur die zunächst liegenden Hinterbeine in ihrer Motorik gestört sind. Die Paralyse schreitet dann weiter cephalad fort und bezieht erst zuletzt die Fühler mit ein.

Weiterhin wurden Aufschlüsse über die Cuticulaschranke gewonnen und damit wichtige Vorarbeit für spätere Untersuchungen, die den Durchtritt durch die Cuticula im Zusammenhang mit ihrer Feinstruktur zum Gegenstand haben, geleistet.

Eine wichtige Voraussetzung für die biologische Funktion der Drüsen ist der Selbstschutz der Wanzen. Er ermöglicht erst eine normale Verteidigung, da sonst die Gefahr einer Selbstvergiftung zu groß wäre.

Dieser Selbstschutz wird durch eine zusammenhängende Zementschicht ermöglicht. Eine Erweiterung seines Wirkungskreises erfährt das Sekret durch seine Eigenschaft als Schreckstoff[1]. Dadurch werden auch die Feinde am Angriff gehindert, die nicht direkt mit dem Sekret in Kontakt kommen.

Zusammenfassung

1. Die Anatomie des Duftdrüsenkomplexes von 116 terrestrisch lebenden Wanzenarten wurde untersucht. Sie ergab ein einheitliches Schema:

a) Imagines. Paarige Drüsen ergießen ihr Sekret in ein unpaares oder paariges Reservoir, das im Metathorax liegt und über chitinöse Ausführkanäle auf den Pleuren das Sekret abgibt. Eine z. T. hochdifferenzierte Verschlußeinrichtung ermöglicht den willkürlichen Abschluß des Reservoirs nach außen (Abb. 1—10).

b) Larven. Der Drüsenkomplex liegt dorsal im Abdomen und ist metamer angeordnet (Abb. 10—12).

2. Die Duftdrüsen der Wanzen sind Wehrdrüsen. Ihr Sekret ist ein Kontaktgift, das den Angreifer paralysiert. Es wird in artspezifisch festgelegtem Abwehrverhalten entweder gezielt auf den Angreifer gespritzt oder mit den Beinen auf den Feind übertragen. In anderen Fällen wird das Sekret auf dem Tergum des eigenen Körpers verspritzt.

3. Das Sekret hat lipophile Eigenschaften. Nach bisherigen Untersuchungen an Pentatomiden besteht es hauptsächlich aus ungesättigten Aldehyden (C_6—C_{10}) und n-Tridekan.

4. a) Das Eindringen des Sekretes in die Körperhöhle des Feindes durch das Integument ließ sich durch Versuche an lebenden *Calliphora*-Larven sowie an abpräparierten Cuticulastückchen von *Periplaneta* bestätigen. Letztere wurden auf Filterpapier gelegt, das mit Dinitrophenylhydrazin getränkt war, und dem Aldehydfarbtest durch Hydrazonbildung unterworfen. Auf diesem Wege wurde die Durchtrittsrate der beiden Hauptkomponenten getrennt geprüft. Die Aldehyde allein sind giftig. Ihre Durchtrittsrate vermindert sich mit zunehmender *C*-Kette. Tridekan allein ist ungiftig, es beschleunigt lediglich die Diffusion der Aldehyde durch das Integument.

b) Noch schneller dringt das Sekret auf dem Wege über die Tracheen ein. Das dürfte im Normalfall die rasche Paralysierung bewirken.

5. Die Wanzen sind gegen ihr eigenes Gift nicht immun, jedoch auf zweifache Weise gegen das Eindringen des Sekretes in ihre eigene Körperhöhle geschützt:

[1] Überraschenderweise fand Watanabe (1958), daß u. a. 2-Hexenal Seidenspinnerraupen anlockt. Die biologische Wirkung ist also vielleicht von der Konzentration abhängig.

a) Die Epicuticula bildet eine spezifische Schranke gegen das Gift. Sie ist durch die zusammenhängende Zementschicht gegeben, was Versuche an frisch gehäuteten Wanzen (die noch keine Zementschicht besitzen), sowie an solchen, deren Epicuticula künstlich beschädigt wurde, wahrscheinlich gemacht wird.

b) Ein Abfließen des Sekrets zu den eigenen Stigmen wird durch eine spezifische Oberflächenstruktur, die sich um das Orificium herum befindet, verhindert. Die Physiologie dieser Struktur wird auf Grund ihres feineren Baues erörtert.

6. Neben der Giftwirkung kommt dem Wanzensekret zusätzlich eine „Repellent"-Wirkung im Sinne Dethiers zu. Der bekannte Wanzenduft vermag räuberische Insekten abzuschrecken.

Literatur

Blum, M. S.: The presence of 2-hexenal in the scentgland of the pentatomid *Brochymena quadripustulata*. Ann. Ent. Soc. Amer. **54**, 410—412 (1961).

— J. B. Crain and J. B. Chidester: Trans-2-hexenal in the scentgland of the hemiptera *Acanthocephala femorata*. Nature (Lond.) **189**, 245—246 (1961).

— J. G. Traynham, J. B. Chidester and J. D. Boggus: n-Tridecane and trans-2-heptenal in the scentgland of the rice stinkbug *Oebalus pugnax* (F.). Science **132**, 1480—1481 (1960).

Bonnemaison, L.: Morphologie et biologie de la punaise ornée du chon (*Eurydema ventrale* Kol.). Ann. Inst. nat. recher. agr., Ser. C **3**, 127—272 (1952).

Bordas, L.: Sur les glandes (salivaires céphaliques et métathoraciques) de quelques Hémiptères. C. R. Acad. Sci. (Paris) **140**, 595—597 (1905).

Brindley, N. D. H.: On the metasternal scentglands of certain *Heteroptera*. Trans. ent. Soc. Lond. **78**, 199—208 (1930).

Carayon, J.: Dimorphisme sexuel des glandes odorantes métathoraciques chez quelques *Hémiptères*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **227**, 303—305 (1948).

— Charactères anatomiques et position systématique des Hémiptères. *Nabidae* (note préliminaire). Bull. Mus. Hist. nat. **22**, 95—101 (1950).

— Quelques charactères anatomiques de Hémiptères Aradides. Rev. franç. Ent. **22**, 169—180 (1955).

Casper, A.: Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis*, ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers. Z. wiss. Zool. **107**, 387—508 (1913).

Conradi, A. F.: Variations in the protective value of the odoriferous secretions of some *Heteroptera*. Science **19**, 393—394 (1904).

Dennell, R.: A study of an insect cuticula: the larval cuticle of *Sarcophaga falculata* Pand. (Diptera). Proc. roy. Soc. B **133**, 348—373 (1946).

— A study of an insect cuticle: the formation of the puparium of *Sarcophaga falculata* Pand. (Diptera). Proc. roy. Soc. B **134**, 348—373 (1947).

— The epicuticle of blowfly larvae. Nature (Lond.) **165**, 275 (1950).

—, and S. R. A. Malek: Homology of the layers of the epicuticle of insects. Nature (Lond.) **171**, 296 (1953).

— — The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana*. The epicuticle. Proc. roy. Soc. B **143**, 126—136 (1954).

Dethier, V. G.: Chemical insect attractants and repellents. Philadelphia and Toronto 1947.

— Repellents. Ann. Rev. Ent. **1**, 181—202 (1956).

Dufour, L.: Recherches anatomiques et physiologiques sur les *Hémiptères*. Mém. Savants. Etrang. Acad. Sci. **4**, 129—462 (1833).

Dusham, E. H.: The waxglands of the cockroach *Blatta germanica*. J. Morph. **31**, 563—574 (1918).

Eisner, T.: The protective role of the spray mechanism of the bombardier beetle *Brachynus ballistarius* Lec. J. Ins. Physiol. **2**, 215—220 (1958a).

— Spray mechanism of the cockroach *Diploptera punctata*. Science **128**, 148—149 (1958b).

— F. McKittrick and R. Payne: Defense sprays of roaches. Pest Control **27**, 9, 11—12, 44—45 (1959).

— The effectiveness of Arthropod defensive secretions. XI. Int. Kongr. Entomol., Wien III, 1960.

— J. Meinwald, A. Monro and R. Ghent: Defense mechanisms of Arthropods I. The composition and function of the spray of the whipscorpion *Mastigoproctus giganteus* (Lucas). J. Ins. Physiol. **6**, 4, 272—298 (1961).

Fraenkel, G., and K. M. Rudall: A study of the physical and chemical properties of the insect cuticle. Proc. roy. Soc. B **129**, 1—35 (1940).

— — The structure of insect cuticles. Proc. roy. Soc. B **134**, 111—143 (1947).

Gäbler, H.: Das Eindringungsvermögen verschiedener Flüssigkeiten in die Tracheen und seine Folgen. Z. angew. Entomol. **26**, 1—26 (1939).

Geer, C. de: Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Stockholm 1773.

Gulde, L.: Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera. Ber. senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt 85—136 (1902).

Heikertinger, F.: Sind die Wanzen durch Ekelgeruch geschützt? Biol. Zbl. **42**, 441—464 (1922).

Henrici, H.: Die Hautdrüsen der Landwanzen. I, II. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **65**, 141—228 (1938); **66**, 371—402 (1940).

Hirsch, Th. v., u. I. W. Boellaard: Metacrylsäureester als Einbettungsmittel in der Histologie. Z. wiss. Mikr. **64**, 24—28 (1958).

Hurst, H.: Principles of insecticidal action as a guide to drug reactivity phase distribution relationships. Trans. Faraday Soc. **39**, 390—411 (1943).

— Assymmetrical behavior of insect cuticle in relation to water permeability. Disc. Faraday Soc. **3**, 193—210 (1948).

Imms, A. D.: A General textbook of entomology. London: Methuen 1957.

Johansson, A. S.: The functional anatomy of the metathoracic scentglands of the milkweed-bug, Oncopeltus fasciatus (Dall.) *(Heteroptera-Lygaeidae)*. Norsk Entomol. Tidskr. **95**, 95—109 (1957).

Kemper, H.: Beitrag zur Kenntnis des Stinkapparates von *Cimex lectularius* L. Z. Morph. Ökol. Tiere **15**, 524—545 (1929).

Kramer, S., and V. B. Wigglesworth: The outer layers of the cuticle in the cockroach *Periplaneta americana* and the function of the oenocytes. Quart. J. micr. Sci. **91**, 63—72 (1950).

Kremer, J.: Die Flügeldecken der Coleopteren. Eine kritische Studie. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **41**, 175—272 (1920).

Künckel d'Herculais: Recherches sur les organes de sécrétion chez les insectes de l'ordre des Hémiptères. C.R. Acad. Paris **63**, 433—436 (1866).

Kullenberg, B.: Studien über die Biologie der Capsiden. Zool. Bidr. Uppsala **23**, 1—522 (1944).

Landois, L.: Zur Anatomie der Bettwanze mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. Z. wiss. Zool. **18/19**, 206—224 (1868/1869).

Lennox, F. G.: The action of contact larvicides on *Lucilia cuprina*. Concil Sci. Ind. Res. Australia Pamph. **101**, 67—131 (1940).

Malouf, N. S. R.: Studies on internal anatomy of the stinkbug *Nezara viridula* L. Bull. Soc. ent. Egypte **17**, 96—115 (1933).

Mayer, P.: Die Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. Arb. Anat. Physiol. 313—347 (1874); 309—355 (1875).

Moody, D. L.: The Morphology of the repugnatorial glands of *Anasa tristis* De Geer. Ann. ent. Soc. Amer. **23**, 81—104 (1930).

Morozov, S. F.: The penetration of contact insecticides I. Methods of investigations and general properties of the cuticle with regard to its permeability. Plant Protection III, **6**, 38—48 (1935).

Murray, C. H.: Notes on the anatomy of the bedbug *Acanthia lectularia*. Parasitology **7**, 278—321 (1914).

O'Kane, W. C., L. C. Glover, R. L. Blinckle and B. M. Parker: Penetration of certain liquids through the pronotum of the American roach. Tech. Bull. N. Y. Agr. Exp. Stat. **74**, 1—16 (1940).

Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

Pfaff, W.: Untersuchungen über den Aufbau der Insektencuticula und den Eindringungsmechanismus des Kontaktinsektizides E 605. Höfchen-Briefe **5**, 93—160 (1952).

Pryor, M. G. M.: On the hardening of the cuticle of insects. Proc. roy. Soc. B **128**, 393—407 (1940).

Puri, I. M.: Studies on the anatomy of *Cimex lectularius* L. II. The stinkorgans. Parasitology **16**, 269—278 (1924).

Ramsay, J. A.: The evaporation of water from the Cockroach. J. exp. Biol. **12**, 373—383 (1935).

Rathmayer, W.: Methylmetacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experientia (Basel) **18**, 47—48 (1962).

Reuter, O. M.: Remarques sur le polymorphisme des Hémiptères. Ann. Soc. Entom. France **5**, 225—226 (1875).

Richards, A. G.: The Integument of Arthropods. Minneapolis 1951.

— The cuticle of Arthropods. Ergebn. Biol. **20**, 1—26 (1958).

Roth, L. M., and T. Eisner: Chemical defenses of arthropods. Ann. Rev. Ent. **7**, 107—136 (1962).

Schulze, P.: Zur Flügeldeckenstruktur der Cicindelen und über ein in dieser Beziehung interessantes Exemplar von *Cicindela campestris* L. Berlin. Ent. Z. **58**, 242—243 (1913).

Stegmann, F.: Ist die Insektencuticula wirklich einheitlich gebaut? Untersuchungen an Cicindeliden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **50**, 571—580 (1929a).

— Die Flügeldecken der *Cicindelinae*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Insektencuticula. Z. Morph. Ökol. Tiere **18**, 1—73 (1929b).

Stichel, W.: Die Wanzen Europas. II. Berlin 1962.

Trim, A. R. H.: Studies in the chemistry of the insect cuticle. 1. Some general observations on certain arthropod cuticles with special reference to the characterization of the protein. Biochem. J. **35**, 1088—1098 (1941).

Umbach, W.: Untersuchungen über die Wirkungsweise der Kontaktgifte. Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss. **5**, 216—218 (1934).

Watanabe, T.: Substances in mullberry leaves which attract silkworm larvae *(Bombyx mori)*. Nature (Lond.) **182**, 325—326 (1958).

Waterhouse, D. F., D. A. Forss and R. H. Hackman: Characteristic odour components of the scent of stinkbugs. J. Ins. Physiol. **6**, 113—121 (1961).

Weber, H.: Biologie der Hemipteren. Berlin: Springer 1930.

Wigglesworth, V. B.: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Triatomidae*, Hem.); with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. Quart. J. micr. Sci. **76**, 269—318 (1933).
— Transpiration through the cuticle of insects. J. exp. Biol. **21**, 97—114 (1945).
— The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus*. Proc. roy. Soc. B **134**, 163—181 (1947).
— The structure and deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor*. Quart. J. micr. Sci. **89**, 197—217 (1948a).
— The insect cuticle as a living system. Disc. Farady Soc. **3**, 172—177 (1948b).
— The insect cuticle. Biol. Rev. **23**, 408—451 (1948c).

Heinz Remold,
8 München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14

Lebenslauf

Am 27. Mai 1937 wurde ich als Sohn des Hauptmanns Josef Remold und seiner Ehefrau Clara geb. Nibler in Bad Reichenhall (Bayern) geboren. Von 1943 bis 1947 besuchte ich die dortige Volksschule, von wo ich dann in die Gymnasialabteilung der Karls-Oberrealschule zu Bad Reichenhall übertrat. Als meine Familie 1953 ihren Wohnsitz nach München verlegte, trat ich im selben Jahr in das Max-Gymnasium zu München ein. Dort bestand ich im Jahre 1956 die Reifeprüfung. Vom Jahre 1956 bis zum Jahre 1959 war ich in der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München eingeschrieben und studierte Biologie, Geographie und Chemie. Im Sommersemester 1959 wechselte ich in die Medizinische Fakultät über, habe jedoch weiterhin biologische Vorlesungen und Kurse besucht. Im Juli 1959 legte ich die Naturwissenschaftliche Vorprüfung ab. Im April 1961 bestand ich die ärztliche Vorprüfung.

Heinz Remold